SÉRIE A, Nº 2143
Nº D'ORDRE : 3014

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES PHYSIQUES

PAR

Alexandre IVANOFF

1re THÈSE. — **Sur la discrimination de l'intensité d'une source ponctuelle.**

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 26 février 1946, devant la Commission d'examen

MM. CABANNES, *Président.*
CURIE, MONNIER } *Examinateurs.*

Editions de la *Revue d'Optique théorique et instrumentale*
3 et 5, boulevard Pasteur — 165, rue de Sèvres
PARIS (15e)
1946

SÉRIE A, Nº 2143
Nº D'ORDRE : 3014

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES PHYSIQUES

PAR

Alexandre IVANOFF

1re THÈSE. — **Sur la discrimination de l'intensité d'une source ponctuelle.**

2e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 26 février 1946, devant la Commission d'examen

MM. CABANNES, *Président.*
CURIE
MONNIER } *Examinateurs.*

Editions de la *Revue d'Optique théorique et instrumentale*
3 et 5, boulevard Pasteur — 165, rue de Sèvres
PARIS (15e)
1946

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen . . . . . M. PAUL MONTEL

PROFESSEURS

Paul MONTEL . .	T	Théorie des fonctions.
L. BLARINGHEM.	T	Botanique.
G. JULIA.	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
C. MAUGUIN. . .	T	Mineralogie.
A. MICHEL-LÉVY	T	Petrographie.
A. DENJOY . . .	T	Géométrie supérieure.
L. LUTAUD . . .	T	Géographie physique et Géologie dynamique.
E. DARMOIS. . .	T	Enseignement de Physique.
A. DEBIERNE . .	T	Electronique et Radioactivité.
M. JAVILLIER. .	T	Chimie biologique.
Robert LÉVY. .	T	Physiologie comparée.
Henri VILLAT. .	T	Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB. . . .	T	Géologie.
P. PASCAL. . . .	T	Chimie générale.
M. FRÉCHET. . .	T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
E. ESCLANGON. .	T	Astronomie.
Mme RAMART-LUCAS	T	Chimie organique.
H. BÉGHIN . . .	T	Mécanique physique et expérimentale.
FOCH	T	Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER. . .	T	Electrotechnique générale.
De BROGLIE. . .	T	Théories physiques.
CHRÉTIEN. . . .		Optique appliquée.
JOB	T	Chimie générale.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.
VILLEY	T	Mécanique appliquée.
COMBES.	T	Physiologie végétale.
GARNIER	T	Application de l'analyse à la géométrie.
PÉRÈS.	T	Mécanique rationnelle.
HACKSPILL . . .	T	Chimie minérale.
LAUGIER	T	Physiologie générale.
TOUSSAINT . . .		Technique Aéronautique.
M. CURIE . . .		Physique (P. C. B.).
G. RIBAUD. . . .	T	Hautes températures.
CHAZY	T	Mécanique analytique.
GAULT	T	Chimie appliquée.
CROZE	T	Physique théorique et Physique céleste.
DUPONT.	T	Théories chimiques.
LANQUINE. . . .	T	Géologie structurale et géologie appliquée.
VALIRON	T	Calcul différenciel et calcul intégral.
BARRABÉ		Géologie structurale et géologie appliquée.
F. PERRIN. . . .		Théories physiques.
VAVON	T	Analyse et mesures chimiques.
G. DARMOIS . .	T	Mathématiques générales.
CHATTON	T	Biologie maritime.
AUBEL		Chimie biologique.
J. BOURCART. .		Géographie physique et Géologie dynamique.
Mme JOLIOT-CURIE.		Physique générale et Radioactivité.
PLANTEFOL . . .	T	Botanique.
CABANNES . . .	T	Recherches physiques.
GRASSE.	T	Zoologie (Evolution des êtres organises).
PRÉVOST . . .		Chimie organique.
BOULIGAND . . .		Mathématiques.
CHAUDRON . . .		Chimie
WYART		Minéralogie.
TEISSIER	T	Zoologie.
MANGENOT . . .	T	Biologie végétale.
P. AUGER. . . .	T	Physique quantique et relativité.
MONNIER		Physiologie générale.
PIVETEAU		Géologie.
ROCARD		Physique.
H. CARTAN. . .		Calcul différentiel.
SCHAEFFER. . .	T	Physiologie des fonctions.
LAFFITTE. . . .		Chimie (P. C. B.).
LERAY		Mécanique théorique des fluides.
FAVARD.		Calcul des probabilites et physique-mathemathique.
COULOMB. . . .	T	Physique du globe.
Mlle COUSIN . .		Biologie animale (P. C. B.).
CHRÉTIEN . . .		Analyse et mesures chimiques.
DRACH		Evolution des êtres organisés.
CHATELET	T	Arithmétique et théorie des nombres.
EPHRUSSI	T	Génétique.
WURMSER	T	Biologie physico-chimique.
KASTLER. . . .		Physique.
BAUER	T	Chimie-Physique.
RIVIÈRE		Géologie.

Secrétaire..... Ch. MONIER.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

A LA MÉMOIRE DE CLAIRE

A MES PARENTS

Ce travail a été fait sous la direction de Mr Yves Le Grand, qui nous a encouragé par ses conseils et par sa bienveillance. Il a été effectué au laboratoire de Mr Maurice Curie, qui n'a cessé de faciliter notre tâche et de s'intéresser à nos recherches. Nous leur exprimons notre respectueuse et profonde reconnaissance.

Nous exprimons aussi notre gratitude envers le Centre National de la Recherche Scientifique, qui, en nous nommant boursier de recherches, a facilité la poursuite de nos travaux.

Nous remercions enfin Mademoiselle J. Legrand, qui s'est prêtée avec application et patience à nos nombreuses mesures.

Sur la discrimination de l'intensité d'une source ponctuelle

par Alexandre IVANOFF

SOMMAIRE. — *La mesure de la sensibilité différentielle de l'œil, ou discrimination de l'intensité, consiste à déterminer la plus petite différence d'intensités perceptible, ΔI, entre deux sources lumineuses d'intensités I et $I + \Delta I$.*

De nombreux chercheurs l'ont étudiée par suite de son intervention en photométrie, par suite de la célèbre mais inexacte loi de Fechner-Weber (constance du rapport $\Delta I/I$) à laquelle elle avait donné lieu, par suite enfin de son rôle de « pierre de touche » dans tout essai de théorie photochimique du mécanisme de la vision.

L'étude de la loi de variation du rapport $\Delta I/I$ en fonction de I est rendue assez complexe du fait de l'intervention de divers facteurs, l'influence de chacun desquels devant être déterminée séparément. Ce sont principalement : l'état d'adaptation de l'œil, la localisation rétinienne de l'image de la source lumineuse, ses dimensions et sa couleur.

Nous nous sommes proposé, d'une part de faire une étude expérimentale d'ensemble, d'autre part d'essayer d'expliquer les résultats dans le cadre de la théorie photochimique moderne de S. Hecht, afin d'éprouver cette dernière. Contrairement aux chercheurs qui nous ont précédé dans cette voie, nous nous sommes attaché à étudier la discrimination de l'intensité d'une source ponctuelle, afin d'obtenir des résultats relatifs à un point de la rétine, et non des résultats totalisant l'effet d'un grand nombre de cellules. Il nous a fallu, à cet effet, utiliser la méthode du papillotement, et mesurer non plus la sensibilité différentielle simultanée (l'œil perçoit simultanément les sources d'intensités I et $I + \Delta I$), mais la sensibilité différentielle successive (l'œil perçoit successivement les intensités I et $I + \Delta I$, et ressent un papillotement si ΔI est suffisamment grand). Une nouvelle variable importante intervient alors : la fréquence du papillotement.

Nos résultats expérimentaux concernant la loi de variation du rapport $\Delta I/I$ en fonction de I, l'influence de la localisation rétinienne et celle de l'état d'adaptation préalable de l'œil, sont sensiblement analogues à ceux trouvés antérieurement. Mais la sensibilité différentielle de l'œil est fort mauvaise pour une source ponctuelle : nous trouvons pour $\Delta I/I$ des valeurs comprises entre 0,5 et 100, alors que les courbes classiques, établies à l'aide de sources lumineuses étendues, indiquent 0,01 à 1.

D'autre part, l'étude expérimentale de l'influence de la fréquence de papillotement en vision fovéale nous a permis de montrer qu'après adaptation à l'obscurité la fraction $\Delta I/I$ croît sensiblement comme le carré de la fréquence, tandis qu'après adaptation à la lumière elle croît moins vite. Il s'ensuit, à fréquence suffisamment élevée, un phénomène de sensibilisation de la fovéa après exposition de l'œil à la lumière, analogue à celui, déjà connu, concernant la fréquence critique de fusion (1) *: à fréquence élevée, la fovéa est plus sensible après adaptation de l'œil à la lumière qu'après adaptation de l'œil à l'obscurité. Le phénomène disparaît si les dimensions de la source lumineuse augmentent, d'où l'intérêt de procéder avec une source ponctuelle.*

L'explication des résultats expérimentaux à l'aide de la théorie photochimique de Hecht nous amène à une étude d'ensemble de cette dernière, ainsi qu'à une critique des explications qu'on

(1) L'intensité d'une source lumineuse étant alternativement nulle et égale à *I*, le papillotement disparaît lorsque sa fréquence atteint une valeur limite appelée fréquence critique de fusion. L'expérience a montré qu'en vision fovéale la fréquence critique de fusion est plus grande après adaptation de l'œil à la lumière qu'après adaptation à l'obscurité.

en avait déduites antérieurement, concernant l'influence de la localisation rétinienne, le manque d'influence de l'état d'adaptation préalable, la sensibilité accrue en vision périphérique après adaptation à l'obscurité. Nous insistons sur l'importance d'une meilleure définition de l'état d'adaptation préalable de l'œil, état d'adaptation différent, selon nous, suivant que l'on considère les cônes ou les bâtonnets. Les résultats expérimentaux peuvent alors être expliqués plus correctement.

L'étude théorique de l'influence de la fréquence de papillotement en vision fovéale nous montre la parenté entre les problèmes de sensibilité différentielle successive et de fréquence critique de fusion. Elle montre qu'à fréquence de papillotement faible celle-ci n'influe pas sur la fraction $\Delta I/I$, tandis qu'à fréquence élevée la sensibilité différentielle successive diminue comme le carré de la fréquence. De plus, afin d'expliquer la différence des lois de variation de la fraction $\Delta I/I$ en fonction de la fréquence de papillotement suivant que l'œil est préadapté à l'obscurité ou à la lumière, nous sommes amené à utiliser une formulation nouvelle de la théorie photochimique de Hecht, celle de Byram, et à énoncer diverses hypothèses concernant les effets d'influence de la périphérie de la rétine sur la fovéa. Nous montrons qu'une diffusion des substances photochimiques de la rétine pourrait, par exemple, expliquer ces effets d'influence.

La théorie photochimique du mécanisme de la vision, telle qu'elle fut conçue par Hecht, ou même avec les modifications récentes que divers auteurs lui ont fait subir (Byram, Moon et Spencer), ne correspond certainement pas rigoureusement à la réalité, qui est vraisemblablement beaucoup plus complexe, de l'aveu même de Hecht. Il n'en est pas moins très probable qu'elle comporte une part de vérité, puisqu'elle nous permet de rendre compte qualitativement sinon quantitativement de tous les résultats expérimentaux. Le point le plus faible paraît être le choix arbitraire et « opportuniste » des divers critériums de discrimination des intensités ou de papillotement. Plus on introduit de constantes à cet instant (Byram en introduit deux, alors que Hecht se contentait d'une seule), plus les équations finales se compliquent et deviennent aptes à se plier aux exigences des résultats expérimentaux. De plus, les « constantes » semblent varier avec la localisation rétinienne, les dimensions de la source lumineuse et sa couleur, l'état d'adaptation préalable de l'œil. Quoi qu'il en soit, l'utilisation de la cinétique chimique dans les problèmes de la vision paraît être fertile, et par conséquent fournit une excellente hypothèse de travail. La théorie photochimique de Hecht, si elle n'est pas définitivement établie et consolidée, semble néanmoins être l'un des meilleurs « outils » à la disposition des opticiens physiologistes ; ce qui ne veut pas dire qu'il faille essayer d'expliquer tous les phénomènes de la vision à l'aide de la réaction photochimique réversible se produisant dans la rétine.

Le plan de notre étude sera les uivant :

1) *dans un premier chapitre nous donnerons d'une part un résumé succinct des mesures de sensibilité différentielle effectuées antérieurement, d'autre part un bref exposé de la théorie photochimique du mécanisme de la vision ;*

2) *dans un deuxième chapitre nous exposerons la méthode du papillotement, décrirons notre appareillage, son étalonnage, le processus de nos mesures ;*

3) *dans un troisième chapitre nous exposerons nos résultats expérimentaux ;*

4) *dans un quatrième chapitre nous essaierons de les expliquer dans le cadre de la théorie photochimique de Hecht.*

CHAPITRE I [1]

A. — Historique de la mesure de la sensibilité différentielle de l'œil.

Décroissance du rapport $\Delta I/I$ *lorsque* I *croît* [2]. — Bouguer, en 1760, fut le premier à s'intéresser à la sensibilité différentielle de l'œil, par suite de son interven-

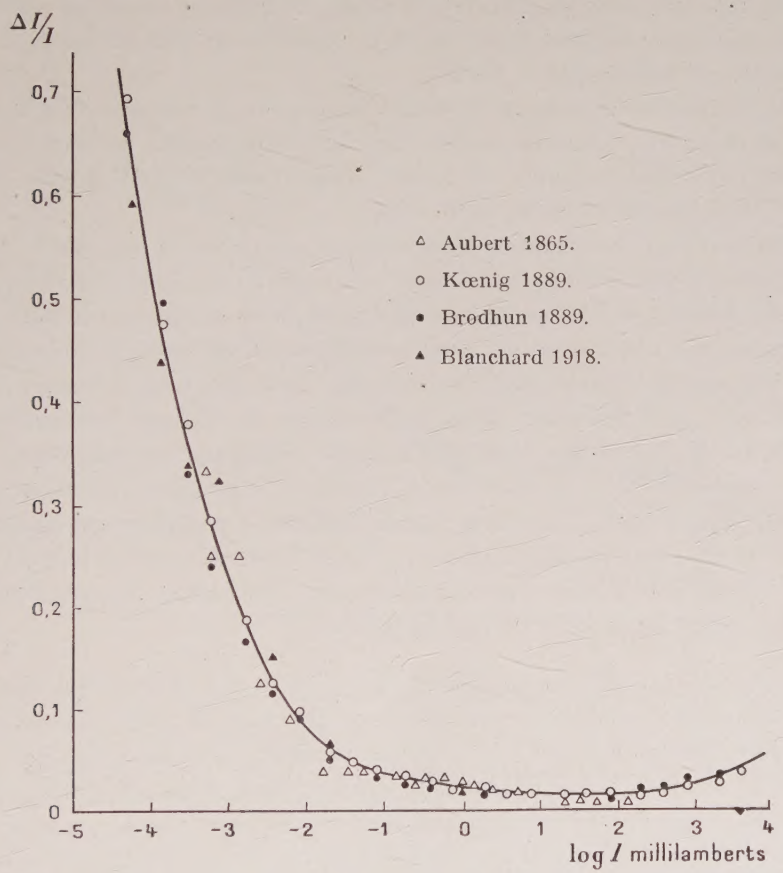


FIG. 1. — Courbe de variation du rapport $\Delta I/I$ en fonction de log I.

---

[1] Inspiré principalement de « La base chimique et structurale de la vision » de S. Hecht [8] et des articles de A. Magitot et de H. Piéron inclus dans le tome II du Traité d'Ophtalmologie édité par Masson [17]. Le lecteur pourra trouver dans ces derniers articles une bibliographie très complète des travaux antérieurs à 1939.

[2] Etant donné, ainsi que nous le verrons ci-dessous, que tous les travaux antérieurs ont porté sur des sources étendues, il s'agit plutôt de discrimination de brillances que de discri-

tion en photométrie. Mais aucune mesure précise ne fut effectuée pendant plus d'un siècle. Toutefois, la différence d'intensités à peine perceptible, ΔI, apparut comme étant une fonction de l'intensité prévalente I.

Sur la base de mesures assez médiocres, Weber (1834) et Fechner (1860) conclurent à la constance du rapport $\Delta I/I$ (loi de Fechner et Weber). Mais Aubert (1865) et Helmholtz (1866) constatèrent la fausseté de cette assertion. Aubert fut le premier à effectuer des mesures nombreuses et soignées de la sensibilité différentielle de l'œil, mesures qui montrèrent une décroissance d'abord rapide, puis lente de la fraction $\Delta I/I$ lorsque I augmentait. Ces résultats furent corroborés par les recherches systématiques de König et Brodhun (1888-89), et par de nombreux autres chercheurs. La figure 1 représente la variation de $\Delta I/I$ en fonction de I, telle qu'elle est publiée par S. Hecht.

König et Brodhun trouvèrent, en outre, ainsi qu'on le voit, que $\Delta I/I$ augmentait à nouveau aux fortes intensités. Ceci fut corroboré par les recherches de Houston (1932), mais toutefois fort discuté depuis (Guild 1932, Wolf 1933, Hecht et Wald 1934, Steinhardt 1936, Smith 1936).

La question peut paraître sans grande importance, mais en fait, elle a joué un rôle de premier plan dans la théorie photochimique de la vision : suivant que la courbe de variation de $\Delta I/I$ en fonction de I passe par un minimum ou tend asymptotiquement vers une horizontale, des formulations différentes de la théorie furent nécessaires afin de rendre compte des résultats. Ainsi que nous le verrons par la suite, Hecht rejette finalement toute augmentation de $\Delta I/I$ aux fortes intensités (celle-ci pourrait être causée, ainsi que l'a montré Guild, par une adaptation préalable incorrecte de l'œil ; et effectivement Steinhardt a pu l'éliminer en entourant le champ d'expériences d'une large aire de brillance à peu près égale à celle du champ expérimental). D'ailleurs, même si cette augmentation existe, il faut l'attribuer à la limite imposée à la sensation par la période réfractaire des fibres du nerf optique, et non à un processus photochimique.

Intervention de la dualité du mécanisme de la vision. — Dès 1866 Schultze distingua les fonctions des cônes de celles des bâtonnets, associant les cônes à la vision sous grande intensité lumineuse et à la vision des couleurs, et les bâtonnets à la vision sous faible intensité, indépendamment des couleurs. Parinaud (1881) et Von Kries (1895) suggérèrent à leur tour une fonction rétinienne double, comme explication de divers phénomènes. Par suite d'expériences erronées, la théorie de la dualité fut toutefois critiquée jusqu'en 1922. Elle est devenue depuis un concept solidement établi. Néanmoins, la distinction entre cônes et bâtonnets ne doit pas être

---

mination d'intensités. Les auteurs paraissent utiliser les deux termes sans distinction, et chiffrer par exemple en millilamberts des « intensités ». Cette confusion linguistique n'ayant aucune conséquence théorique, nous la conserverons dans cet exposé historique. Nous reviendrons sur la question en ce qui concerne nos propres mesures.

considérée comme radicale, ainsi que l'ont montré les travaux de M. L. Verrier sur l'histologie de la rétine.

La sensibilité différentielle de l'œil fournit une intéressante confirmation de la dualité du mécanisme de la vision : lorsque la source lumineuse est de dimensions suffisantes pour impressionner les régions de la rétine où cônes et bâtonnets interviennent à la fois, une brisure apparaît dans la courbe de variation de $\Delta I/I$ en fonction de I (de même si la source, quoique peu étendue, agit en vision périphérique) ; la section à intensités faibles traduit très probablement le fonctionnement

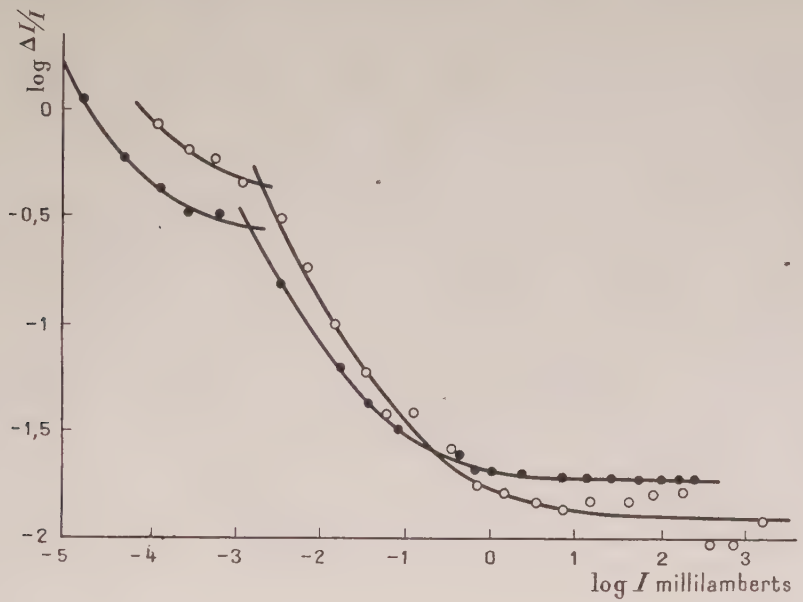


Fig. 2. — Intervention de la dualité du mécanisme de la vision, d'après S. Hecht.

des bâtonnets, tandis que la section à fortes intensités traduit celui des cônes. La figure 2 donne deux courbes publiées par S. Hecht : l'une (cercles pleins), traduit les mesures de Blanchard (1918) et Lowry (1931), tandis que l'autre (cercles évidés) traduit celles de Steinhardt (1936).

Si l'image de la source lumineuse se forme entièrement sur l'aire sans bâtonnets de la fovéa, ou si l'on procède en lumière rouge (ne faisant pas intervenir les bâtonnets), on n'observe plus de scission dans la courbe.

Influence de divers facteurs. — Nous laissons de côté l'influence de certains facteurs tels que l'épaisseur de la ligne de séparation entre les plages d'intensités I et $I - \Delta I$ [3] et l'entraînement de l'observateur, importants du point de vue des

[3] Yves Le Grand [10].

mesures photométriques, mais n'intervenant pas dans notre sujet, de même que les conditions monoculaire ou binoculaire d'observation.

Lorsque la surface de la source lumineuse augmente, la sensibilité différentielle croît d'abord assez vite, puis tendrait vers une limite. Voici les chiffres de Lasareff (1911) :

Diamètre angulaire en min. .	6,5	13	19,5	26	39	52	78
$\Delta I/I$ (pour I constant)	0,43	0,19	0,077	0,061	0,043	0,044	0,043

Suivant d'autres auteurs, la limite ne serait atteinte que pour une ouverture angulaire de 3° environ. En vision périphérique, la marge de variation serait triple.

A mesure qu'on s'éloigne du centre de la rétine, il y a décroissance rapide de la sensibilité différentielle (pour I constant) : dans un rapport de 50 à 1 lorsque l'écart angulaire passe de 13° à 60°, suivant Charpentier (1903).

L'état d'adaptation préalable serait sans effet appréciable d'après Wright (1935), du moins entre certaines limites (nous reviendrons plus tard sur les travaux de cet auteur), mais l'adaptation à l'obscurité favoriserait la sensibilité différentielle en vision périphérique (Kravkov 1931).

L'existence dans le champ de vision d'une source éblouissante provoque une diminution de la sensibilité différentielle. Stiles a déterminé quantitativement la baisse de sensibilité en fonction de la distance angulaire et de la brillance de la source éblouissante.

Un environnement trop obscur diminue la sensibilité différentielle, tout comme un environnement trop lumineux. C'est quand l'environnement a la même brillance que le champ expérimental que la sensibilité paraît être la meilleure (Cobb et Geisser 1913).

Méthodes de mesures utilisées. — La source étant soit lumineuse par elle-même soit éclairée, on procède à une comparaison statique des deux plages d'intensités I et $I + \Delta I$ juxtaposées. On mesure ainsi la sensibilité différentielle simultanée (l'œil perçoit simultanément I et $I + \Delta I$). Haas, et Y. Le Grand [11] ont effectué des mesures de sensibilité différentielle successive (l'œil perçoit successivement I et $I + \Delta I$), trouvant des résultats analogues à ceux trouvés pour la sensibilité différentielle simultanée (4).

Le diamètre angulaire du champ d'expériences était généralement de l'ordre de 1 à 3°. Les mesures de Smith ont porté toutefois sur un champ de 20′, et nous avons vu que Lasareff avait diminué le diamètre de la source jusqu'à 6,5′. Les seules mesures concernant une source ponctuelle, ou plutôt un assombrissement du champ limité à un point (d'un diamètre de 15″) ont été effectuées par Wilcox

(4) Au sujet de la définition des diverses sensibilités différentielles, voir par exemple G. Durup et A. Fessard [2].

et Purdy (1933), qui ont montré que la capacité discriminative vaut encore pour l'excitation d'un récepteur unique.

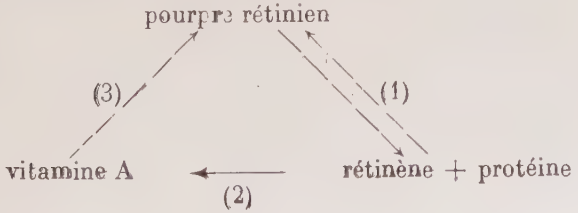
B. — Notions principales sur la théorie photochimique de S. Hecht.

Citons H. Piéron : « Un très grand effort, pour rendre compte de tous les faits essentiels de la vision par le jeu d'un mécanisme photochimique, est poursuivi depuis 1918 par Selig Hecht... Procédant par tâtonnements successifs, avec les modifications et corrections rendues nécessaires pour une stricte adaptation aux faits, Hecht en est arrivé à un schéma général susceptible de s'adapter aux données chimiques qui ont été récemment acquises sur le pourpre. »

Le pourpre rétinien. — Le pourpre rétinien fut découvert en 1876 par Boll, qui remarqua déjà sa localisation dans l'élément externe des bâtonnets, et sa décoloration sous l'influence de la lumière. Il fut extrait de la rétine par Kühne (1878), qui montra que ses modifications sous l'action de la lumière rentrent dans l'ordre des phénomènes photochimiques.

Sous l'action de la lumière, le pourpre devient jaune (jaune rétinien), puis blanc (blanc rétinien) ; généralement les deux processus sont simultanés : dès que le jaune se forme il est également attaqué par la lumière et transformé en blanc. La réaction est réversible : le pourpre se reforme dans l'obscurité, la décoloration ou la recoloration l'emportant suivant que l'éclairement augmente ou diminue. Les auteurs admettent que dans les conditions ordinaires l'oscillation se limite à la transformation du pourpre en jaune rétinien et inversement, le blanc rétinien n'intervenant qu'additionnellement, ainsi que nous allons le voir ci-dessous à propos des recherches de Wald.

L'analyse chimique du pourpre et de ses produits de décoloration n'a pu être ébauchée que très récemment, principalement grâce aux travaux de Wald (1933-36). D'après cet auteur, le pourpre rétinien donnerait sous l'influence de la lumière une substance jaune, ou rétinène (caroténoïde de composition imprécise, mais identifiable spectralement), qui régénérerait le pourpre dans l'obscurité. Le rétinène se transformerait à son tour (même en l'absence de lumière) en vitamine A, ce qui achèverait la décoloration. Inversement, la synthèse du pourpre pourrait se faire d'une part directement à partir de la vitamine A, d'autre part, par transformation réversible à partir du rétinène (Wald et Clark ont pu mettre en évidence expérimentalement deux processus d'adaptation à l'obscurité) :



Les réactions (2) et (3) étant très lentes par rapport à la réaction réversible (1), seule cette dernière interviendrait dans l'acte visuel, la vitamine A servant uniquement à compenser les pertes (probablement par diffusion) du pourpre.

Si le pourpre est la substance photosensible des bâtonnets, son spectre d'absorption devrait être intimement lié à la sensibilité spectrale de l'œil sous faible intensité. C'est bien le cas. Sur la figure 3 sont représentées, respectivement en trait plein et en trait discontinu, les courbes de visibilité à faible intensité et le spectre d'absorption du pourpre (ceux du lapin et du singe), telles qu'elles sont publiées par Hecht (d'après les mesures de Koettgen et Abelsdorff, 1896), l'effectivité maximum étant prise égale à 100.

La ligne pointillée représente la visibilité aux grandes intensités, c'est-à-dire

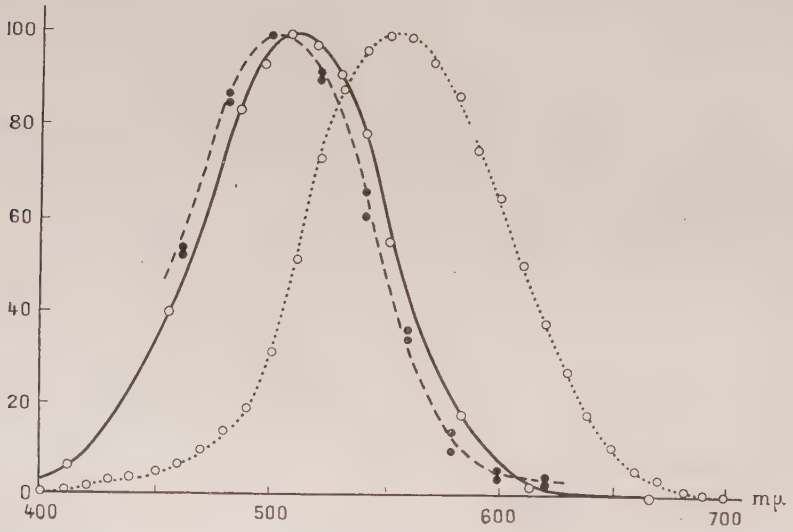


Fig. 3. — Comparaison du spectre d'absorption du pourpre rétinien (en trait discontinu) avec les courbes de visibilité à faible intensité (en trait plein) et à grande intensité (en pointillé).

celle des cônes (d'après les mesures de Gibson et Tyndall, 1923). Une théorie de l'unité de substance photochimique serait incapable d'expliquer ce déplacement de la courbe de visibilité, et l'on admet l'existence d'une autre substance photosensible pour les cônes (on suppose même, en accord avec la théorie trichromatique de la vision colorée, qu'il en existe de trois sortes). Toutefois, nos connaissances sont pauvres à son sujet, et l'on ne peut signaler que les travaux très encourageants de Von Studnitz (1932-37), qui aurait extrait cette substance de la rétine, et vérifié un maximum d'absorption autour de 580 mμ. Etudiant ensuite l'absorption par des rétines animales ne renfermant que des cônes, le même auteur (1943) croit avoir prouvé l'existence de trois substances photosensibles des cônes, dont les maximums d'absorption seraient voisins de 670 mμ, 556 mμ et 470 mμ. Ce

résultat est en accord avec les recherches de Granit (1939-43) sur les potentiels d'action de la rétine.

Schéma de la théorie photochimique du mécanisme de la vision, selon S. Hecht. — Sous l'action de la lumière, la substance photosensible S est convertie en un ou plusieurs produits de décomposition, $Y_1 — Y_2 — Y_3$, etc. Cette réaction est réversible :

$$S \quad \underset{\text{obscurité}}{\overset{\text{lumière}}{\rightleftharpoons}} \quad Y_1 + Y_2 + Y_3$$

(« réactions primaires lumineuse et obscure »).

Si a est la concentration initiale de la substance photosensible S, I l'intensité de la lumière agissante, x la concentration des produits de décomposition à un instant t, la vitesse globale de la réaction (différence des vitesses de décomposition et de régénération de la substance photosensible) sera à cet instant :

$$\frac{dx}{dt} = k_1 I (a — x)^m — k_2 x^n$$

où m et n représentent respectivement l'ordre de la réaction primaire lumineuse et de la réaction primaire obscure, k_1 et k_2 leurs constantes de vitesse.

Remarquons que Hecht suppose la vitesse de décoloration du pourpre comme étant directement proportionnelle à l'intensité lumineuse. Ceci correspond aux idées courantes sur l'absorption et aux résultats expérimentaux concernant la vitesse de décoloration du pourpre in vitro (k_1 englobe le coefficient d'absorption).

Jusqu'à une date postérieure à 1936 la théorie photochimique de Hecht s'arrêtait là. Nous verrons au chapitre IV comment elle lui permettait, moyennant des hypothèses adéquates, d'expliquer les résultats expérimentaux concernant la discrimination de l'intensité.

L'application de cette théorie à la fréquence critique de fusion (l'intensité d'une source lumineuse étant alternativement nulle et égale à I, le papillotement disparaît lorsque sa fréquence atteint une valeur limite appelée fréquence critique de fusion, qui est fonction de I) souleva toutefois des difficultés [4] [7]. Par ailleurs, il parut nécessaire de distinguer de la réaction photochimique initiale le processus d'excitation nerveuse, du fait de la réduction, avec l'intensité de stimulation, du retard de la réponse visuelle provoquée par des éclats brefs. Et c'est ainsi que Hecht semble avoir été amené en 1938 à compléter son schéma du mécanisme de la vision de la façon suivante.

Les produits $Y_1 — Y_2 — Y_3$ ne sont pas excitateurs du nerf par eux-mêmes. Ils suscitent ou subissent eux-mêmes une réaction secondaire (« réaction secondaire obscure ») :

$$Y_2 + L \rightarrow A_1 + A_2 + A_3,$$

où L est une nouvelle substance indifférente et neutre. C'est l'un des produits finaux A qui agit chimiquement ou électriquement sur la cellule pour qu'elle transmette un influx à la fibre nerveuse rattachée.

Notons que la première partie du modèle hypothétique du mécanisme de la vision de Hecht (réactions primaires lumineuse et obscure) s'appuie solidement sur les connaissances chimiques réelles que nous avons passées ci-dessus en revue, tandis que la réaction secondaire obscure ne semble correspondre à aucune donnée chimique certaine. Son introduction explique par contre immédiatement la diminution du retard de la réponse visuelle lorsque l'intensité de stimulation croît : les produits formés en plus grande abondance et plus rapidement par la réaction initiale entraînent une accélération du processus secondaire.

Si l'existence d'une deuxième réaction apparaît comme fort plausible, on conçoit toutefois moins bien le développement mathématique que lui donne S. Hecht. Celui-ci écrit en effet, sans aucune explication, que la vitesse de cette réaction est :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\text{secondaire}} = k_3 x$$

et n'en semble tenir aucun compte dans l'expression de la vitesse de la première réaction, qui resterait :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\text{primaire}} = k_1 I\ (a - x)^m - k_2 x^n.$$

Formulations récentes de la théorie photochimique.

I) J. M. Byram [1] expose la théorie de Hecht de la façon suivante.

On distingue trois réactions :

1° une réaction photochimique : sous l'action de la lumière la substance photosensible S est transformée en photoproduits « actifs » A ;

2° une réaction secondaire : les photoproduits « actifs » A sont transformés en photoproduits « inactifs » Y, l'énergie mise en jeu par cette réaction provoquant l'influx nerveux ;

3° une réaction de régénération de la substance photosensible à partir des photoproduits « inactifs ».

Le schéma primitif

$$S \underset{\text{lumière}}{\overset{\text{obscurité}}{\rightleftharpoons}} Y_1 + Y_2 + Y_3$$

$$Y_2 + L \longrightarrow A_1 + A_2 + A_3 \longrightarrow \text{impulsion},$$

deviendrait donc

$$\begin{array}{ccccc} & & A_1 + A_2 + A_3 & & \\ & \nearrow^{\text{lumière}} & & \searrow & \\ S & & \xleftarrow[\text{obscurité}]{} & & Y_1 + Y_2 + Y_3 + \text{impulsion}. \end{array}$$

La formulation mathématique de Byram nous a paru toutefois entachée de confusions, qui n'affectent en rien néanmoins les équations finales. Nous l'avons modifiée en conséquence ci-dessous.

Si l'on appelle a la concentration initiale de la substance photosensible, y celle des photoproduits « actifs » et x celle des photoproduits « inactifs », à un instant t, les vitesses respectives des trois réactions seront à cet instant :

$$\frac{dy}{dt} = k_1 I\,(a - x - y)^m$$

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_1 = k_3 y^l$$

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_2 = -\,k_2 x^n$$

où m, l, n, sont les ordres respectifs des trois réactions, et k_1, k_3, k_2 leurs constantes de vitesse.

Si l'on suppose k_3 très grand, d'une part y sera toujours négligeable par rapport à x et à a et la première équation s'écrira :

$$\frac{dy}{dt} = k_1 I\,(a - x)^m\ ;$$

d'autre part, la vitesse de la deuxième réaction $\left(\frac{dx}{dt}\right)_1$ étant très grande, sera approximativement égale à celle de la première :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_1 \# \frac{dy}{dt} = k_1 I\,(a - x)^m\ ;$$

les vitesses respectives des trois réactions deviennent donc :

$$\frac{dy}{dt} = \left(\frac{dx}{dt}\right)_1 = k_1 I\,(a - x)^m$$

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_1 = \frac{dy}{dt} = k_1 I\,(a - x)^m$$

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_2 = -\,k_2 x^n.$$

En additionnant soit la première équation, soit la deuxième, avec la troisième, on aura la vitesse globale de formation du photoproduit « inactif » :

$$\frac{dx}{dt} = k_1 I\,(a - x)^m - k_2 x^n$$

(Nous retrouvons l'expression de la vitesse de la réaction primaire de Hecht).

Quant à la vitesse de la deuxième réaction, productrice de l'impulsion nerveuse, elle est donc égale à celle de la première :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_1 = \frac{dy}{dt} = k\,I\,(a - x)^m.$$

Signalons que dans son exposé, J. Byram ne semble pas vouloir faire preuve d'innovation et paraît rappeler uniquement la théorie de Hecht. Il est possible que ce dernier ait modifié comme ci-dessus sa formulation entre 1938 et 1944. Nous appellerons toutefois « formulation de Byram » la théorie modifiée.

II) P. Moon et D. E. Spencer [15], tout en compliquant notablement les équations de Hecht afin de les adapter aux recherches récentes sur les variations du diamètre de la pupille, sur l'adaptation à l'obscurité, et sur l'influence du diamètre angulaire de la source lumineuse, s'en tiennent uniquement à la réaction réversible :

$$S \underset{\text{obscurité}}{\overset{\text{lumière}}{\rightleftharpoons}} Y_1 + Y_2 + Y_3,$$

d'où :

$$\frac{dx}{dt} = \left(\frac{dx}{dt}\right)_1 + \left(\frac{dx}{dt}\right)_2 = k_1 I\,(a - x)^m - k_2\,x^n.$$

Ils admettent de plus une relation simple entre la fréquence de l'impulsion nerveuse et la vitesse de formation des produits de dégénération :

$$f = k_3\left(\frac{dx}{dt}\right)_1 = k_3\,k_1 I/(a - x)^m.$$

Les formulations récentes de la théorie photochimique, en plus de leur souci de rigueur du point de vue mathématique, ont l'avantage de ne point aller à l'encontre de nos connaissances sur la chimie du pourpre visuel : Byram englobe la réaction secondaire dans la réaction photochimique réversible, tandis que Moon et Spencer la suppriment en tant que réaction chimique.

Notons qu'entre les diverses formulations il y a accord sur l'expression de la vitesse de la réaction photochimique initiale, mais non sur celle de la production d'énergie excitatrice. Pour Hecht celle-ci serait proportionnelle à x, tandis que pour Byram elle est proportionnelle à la vitesse de la deuxième réaction, qui est elle-même égale à celle de la première :

$$\frac{dE}{dt} = c\,\frac{dy}{dt} = ck_1 I\,(a - x)^m.$$

Quant à Moon et Spencer, ils remplacent la notion d'énergie excitatrice par celle de fréquence d'impulsion (on sait en effet, depuis les recherches d'Adrian et Matthews, 1927, et celles de Hartline, 1934, que lorsque l'intensité de stimulation croît la fréquence de l'impulsion nerveuse augmente) :

$$f = k_3 k_1 I\,(a - x)^m.$$

Cette dernière interprétation, probablement la plus proche de la réalité, donne lieu à une équation analogue à celle de Byram.

CHAPITRE II

Mesure de la sensibilité différentielle successive d'une source ponctuelle par la méthode du papillotement.

A. — Principe, appareillage, étalonnage.

Principe de la méthode. — Ainsi que nous l'avons vu, toutes les mesures de sensibilité différentielle ont porté sur des plages lumineuses plus ou moins étendues. Mr Yves Le Grand nous proposa de faire l'étude sur des sources ponctuelles, afin d'obtenir des résultats relatifs à un point de la rétine, et non des résultats totalisant l'effet d'un grand nombre de cellules.

Pour l'étude de la discrimination des intensités de sources ponctuelles, il est impossible d'opérer par comparaison de deux sources placées côte à côte. En effet, leurs images se formeraient en deux points différents de la rétine, ce qui placera it les deux sources à comparer dans des conditions différentes. Nous avons donc, sur le conseil de Mr Yves Le Grand, utilisé la méthode du papillotement avec une fréquence assez basse. Les deux sources à comparer, d'intensités I et $I + \Delta I$, se succèdent en un même point : si ΔI est suffisant pour que l'œil discrimine les intenlités I et $I + \Delta I$, le point observé paraît papilloter ; si ΔI est trop faible, aucun papillotement n'apparaît à l'œil. La méthode permet ainsi de mesurer ΔI pour une valeur donnée de I (Signalons que le terme ΔI implique une notion de petitesse qui peut être fausse : nous verrons que pour une source ponctuelle ΔI peut en vision périphérique être 100 fois plus grand que I).

Nous déterminons donc non pas la sensibilité différentielle simultanée, mais la sensibilité différentielle successive instantanée.

Appareillage utilisé. — Un diaphragme O de petit diamètre, placé au centre d'un trou percé dans la paroi d'un coffret de bois, est éclairé par une lampe électrique L, placée à l'intérieur du coffret. La source ponctuelle O aura ainsi une intensité I dans une direction à peu près perpendiculaire à la paroi du coffret (un verre dépoli est d'ailleurs placé contre l'orifice, à 1 ou 2 millimètres de celui-ci).

Une deuxième lampe L′, placée à l'intérieur du coffret, éclaire de même la source ponctuelle après réflexion sur une lame à faces parallèles l. Un disque à secteurs D est placé sur le trajet du faisceau lumineux émis par cette deuxième lampe L′, faisceau concentré à l'aide d'une lentille placée entre la lampe L′ et le disque à secteurs D (la concentration du flux lumineux grâce à la lentille permet d'une part de pallier en partie aux fortes pertes par transmission de la lame à faces parallèles, d'autre part de faire passer tout le flux par un creux du disque à secteurs).

Soit ΔI l'intensité de la source ponctuelle O lorsque l'orifice est éclairé uniquement par la lampe L′ (le disque à secteurs étant supposé dans une position telle qu'un creux se trouve sur le trajet du faisceau). Le disque à secteurs D tournant grâce à un moteur M placé à l'extérieur du coffret, et sur un support différent de celui du coffret afin d'éviter toute trépidation de ce dernier, l'intensité de la source ponctuelle O sera I chaque fois que le disque tournant arrêtera le faisceau de la lampe L′ par un plein, et $I + \Delta I$ chaque fois qu'un creux du disque à secteurs se présentera sur le passage du faisceau.

L'intensité I, que l'on peut faire varier grâce à un rhéostat R, est repérée au moyen d'un voltmètre V placé aux bornes de la lampe L. L'intensité ΔI, que l'on peut faire varier grâce à un rhéostat R′, est repérée au moyen d'un voltmètre V′ placé aux bornes de la lampe L′. Il suffira une fois pour toutes de tracer pour cha-

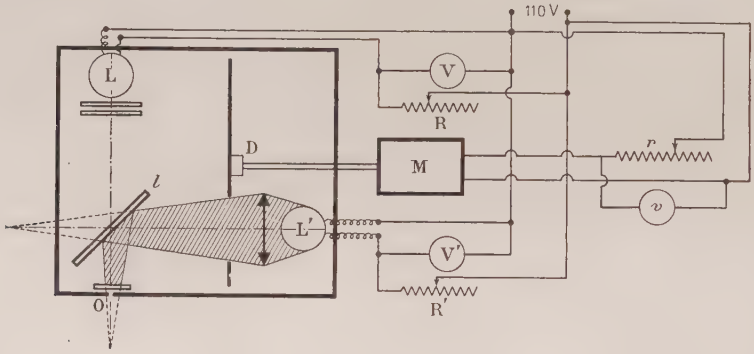


Fig. 4. — Schéma de l'appareillage.

cune des deux lampes une courbe d'étalonnage donnant l'intensité de la source en bougies en fonction de la tension aux bornes de la lampe (voir ci-dessous). La vitesse du moteur M, que l'on peut faire varier grâce à un rhéostat r, est repérée au moyen d'un voltmètre v placé à ses bornes (on étalonne préalablement la vitesse du moteur en fonction de v).

Afin d'obtenir des valeurs très faibles de I sans être obligé de sous-volter par trop la lampe L (ce qui rendrait la lumière jaunâtre), nous avons placé, devant la lampe L, un nombre croissant de verres dépolis, préalablement étalonnés (voir ci-dessous).

L'observateur se trouve à une distance de la source O telle que celle-ci lui apparaisse sous un angle inférieur à 1 minute (1). Il a devant lui le rhéostat R′ qui lui permettra de faire apparaître ou de faire disparaître le papillotement en agissant sur ΔI, le nombre voulu de verres dépolis étant placé devant la lampe L. Un deuxième observateur a devant lui les voltmètres V et v (dont il maintient les

(1) Au sujet de cette limite voir Y. Le Grand et E. Geblewicz [13]. Les auteurs déterminent en particulier à partir de quel diamètre apparent une source cesse d'être ponctuelle.

aiguilles dans une position fixe durant une série de mesures grâce aux rhéostats R et r), ainsi que le voltmètre V′, qu'il lit à l'instant des tops du premier observateur.

Etalonnage des intensités I et ΔI en fonction des tensions V et V′. — L'opération se fait en deux temps :

1°) Etalonnage en valeur absolue pour une valeur de V et pour une valeur de V'. Nous l'avons effectué au moyen d'un photomètre sans écran diffusant (les intensités I et ΔI sont trop faibles pour que l'on puisse utiliser un photomètre ordinaire) : un brillancemètre Jobin Yvon. Voici, à titre indicatif, le procédé de calcul de l'intensité de la source ponctuelle en fonction de la graduation en nits de l'appareil.

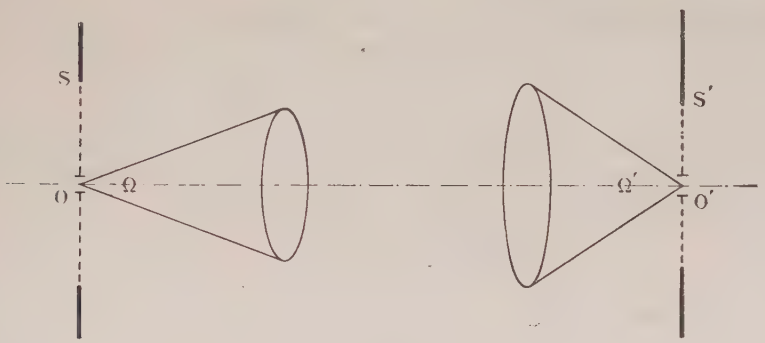


Fig. 5.

On calcule le flux par unité d'angle envoyé dans l'œil d'une part par la source ponctuelle visée à travers le brillancemètre, d'aute part par l'ampoule étalon placée à l'intérieur du brillancemètre après diffusion par un verre dépoli qui sert de plage photométrique. A l'équilibre photométrique, ces deux flux sont égaux.

Soit Ω un angle solide de sommet O, source étudiée. Soit Ω′ l'angle solide correspondant après traversée du brillancemètre, de sommet O′, image de la source à travers l'appareil ; on place le brillancemètre à une distance de la source étudiée telle que l'image O′ de celle-ci se forme approximativement au centre du diaphragme de l'oculaire, afin que celui-ci n'intercepte aucune partie du faisceau lumineux. Soit S' la surface du diaphragme de l'oculaire du brillancemètre, et S celle de son image à travers l'appareil (image se trouvant devant l'objectif).

Le flux émis par la source dans un angle solide Ω est : $\Phi = \Omega I$, I étant l'intensité cherchée. Le flux entrant dans l'œil par unité d'angle solide est $\Phi/\Omega = \Omega/\Omega' \times I$. Le rapport des angles solides étant égal au carré du rapport des angles plans, on a, d'après le théorème de Lagrange-Helmholtz : $\Omega/\Omega' = S'/S$. Le flux envoyé par la source étudiée entrant dans l'œil par unité d'angle solide est donc finalement :

(1) $$I \cdot \frac{S'}{S}.$$

Calculons maintenant le flux entrant dans l'œil par unité d'angle solide et envoyé par la source-étalon. Soit B la brillance de la plage de comparaison ; soit E l'éclairement du diaphragme de l'oculaire sous l'effet de cette lampe-étalon. Le flux total entrant dans l'œil sera donc ES'. Si ω est l'angle solide sous lequel apparaît la source-étalon au centre du diaphragme de l'oculaire, le flux entrant par unité d'angle solide est $\frac{ES'}{\omega}$. Or, il est facile de démontrer (²) que la brillance est l'éclairement produit par l'unité d'angle solide de la source : $B = \frac{E}{\omega}$. Le flux entrant dans l'œil par unité d'angle solide, envoyé par la source-étalon, est donc finalement :

$$\frac{ES'}{\omega} = BS'. \qquad (2)$$

En égalant (1) et (2) on a : $I \frac{S'}{S} = \mathrm{BS}'$, d'où finalement :

$$I = BS.$$

Il suffit donc de mesurer S, image du diaphragme de l'oculaire à travers le brillancemètre, et de lire la valeur de B sur le tambour. Le nit étant égal à 1 bougie par mètre carré, on aura :

$$I \text{ bougies} = B \text{ nits} \times S \text{ mètres carrés.}$$

On fait l'opération pour une valeur de V (la lampe L′ étant éteinte) et pour une valeur de V' (la lampe L étant éteinte). En la recommençant pour la même valeur de V, mais en interposant divers verres dépolis devant la lampe L, on peut étalonner ces verres dépolis.

2°) Etalonnage en valeur relative de l'intensité de chacune des deux lampes L et L′ en fonction de la tension à ses bornes. On sort à cet effet la lampe étudiée du coffret et étudie en valeur relative son intensité en fonction de la tension à ses bornes à l'aide d'un photomètre ordinaire ou d'un brillancemètre Jobin-Yvon muni de son écran diffusant.

Possibilité de réaliser des sources non ponctuelles. — En augmentant le diamètre du diaphragme O, on pourra faire varier le diamètre angulaire de la source. On est toutefois limité par la plus petite dimension de la surface d'intersection par la paroi du coffret du faisceau lumineux provenant de la lampe L′, émergeant de la lentille et passant par un creux du disque à secteurs. Il faut, en effet, que ce faisceau recouvre entièrement la plage de mesure.

Signalons à ce sujet qu'afin d'augmenter ΔI pour une même valeur de V' on peut être tenté, dans le cas d'une source ponctuelle, de concentrer au maximum ce faisceau, et de former en O l'image du filament de la lampe L′. Le résultat cherché

(²) Voir par exemple Ch. Fabry [3], p. 25.

est atteint, mais l'intensité ΔI devient très instable : la moindre trépidation déplace légèrement l'image du filament, ce qui entraîne une diminution notable de ΔI.

Etalonnage des brillances B et ΔB *en fonction des tensions* V *et* V′. — Si la source n'est plus ponctuelle, il faut parler non plus d'intensités I et ΔI, mais de brillances B et ΔB.

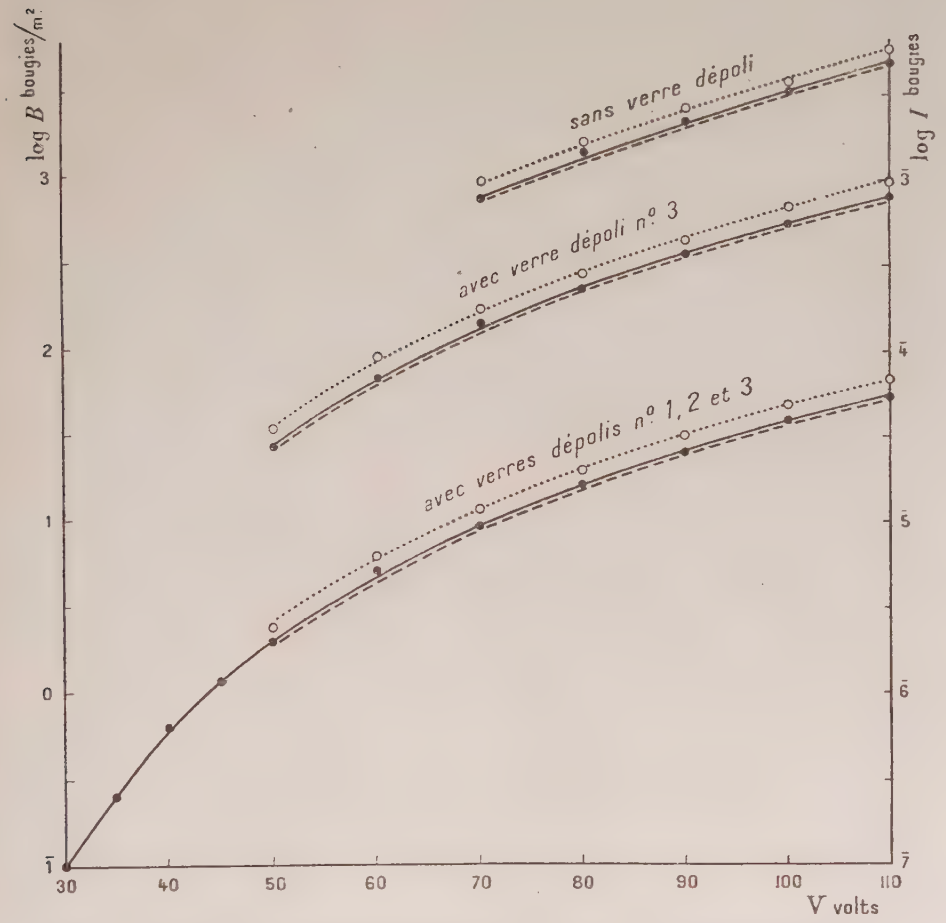


Fig. 6. — Courbes d'étalonnage de l'intensité I de la source ponctuelle (en pointillé) et de la brillance B du verre dépoli disposé contre elle (en trait plein). — La courbe d'étalonnage de I en trait discontinu est déduite de la courbe d'étalonnage de B par la relation log I bougies = log B bougies/m² — 6,02.

Pour tracer les courbes de variation de ces brillances B et ΔB en fonction des tensions V et V', il suffit de viser avec le brillancemètre Jobin-Yvon la plage lumineuse (à laquelle on donnera à cet effet le diamètre maximum) et de lire directement en nits la brillance correspondant à V ou à V'. En interposant divers verres dépolis devant la lampe L, on peut étalonner ces verres dépolis.

Cette opération permet en même temps de vérifier l'étalonnage par photométrie sans écran diffusant des intensités I et ΔI, exposé ci-dessus. La brillance étant en effet l'intensité par unité de surface apparente, on a, dans une direction perpendiculaire à la paroi du coffret : $B = I/\Sigma$ et $\Delta B = \Delta I/\Sigma$, où Σ est la surface de la source. Or la source utilisée dans les mesures de la discrimination des intensités de sources ponctuelles, bien que ponctuelle pour un observateur situé à quelques mètres, a des dimensions connues. On peut donc mesurer sa surface et déduire des courbes de variation des brillances B et ΔB en fonction des tensions V et V' celles de variation des intensités I et ΔI pour les mêmes tensions, par les relations

$$I \text{ bougies} = B \text{ nits} \times \Sigma \text{ m}^2 \quad \text{et} \quad \Delta I \text{ bougies} = \Delta B \text{ nits} \times \Sigma \text{ m}^2.$$

La figure 6 donne, à titre d'indication, la courbe de variation des brillances, et celles de variation des intensités obtenues par les deux méthodes, pour la lampe L. La courbe des intensités en pointillé représente les résultats obtenus par photométrie sans écran diffusant. Celle en trait discontinu est déduite de la courbe des brillances (en trait plein) par la relation $\log I$ bougies $= \log B$ nits $+ \log \Sigma$ m^2 (le diamètre de notre source « ponctuelle » est de 1,1 mm, ce qui donne $\log I$ bougies $= \log B$ nits — 6,02). La première méthode donne un $\log I$ supérieur de 0,1 environ. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que le verre dépoli placé en O ne suit pas la loi de Lambert.

Convention de langage. — Afin de faciliter la comparaison de nos résultats avec ceux des auteurs ayant opéré sur des sources étendues, nous serons parfois amené à parler, en même temps que de son intensité, de la « brillance » de la source ponctuelle : ce sera, si l'on veut, la brillance du verre dépoli disposé contre la source.

B. — Considérations générales sur la conduite des mesures.

Etat d'adaptation préalable de l'œil et environnement. — Nous avons laissé pressentir dans le chapitre I, à propos des discussions au sujet de la forme de la courbe $\log \Delta I/I = f(\log I)$, toute l'importance de l'état d'adaptation de l'œil. Nous verrons au chapitre IV, dans l'exposé de l'application de la théorie photochimique au problème de la discrimination des intensités, que Hecht suppose l'œil adapté à l'intensité I au moment de la mesure de ΔI. Nous avons d'ailleurs déjà signalé que Steinhardt a pu éliminer l'accroissement de $\Delta I/I$ aux fortes intensités « en entourant le champ d'expériences d'une large aire lumineuse d'une clarté à peu près égale à celle du champ expérimental, et en laissant l'œil s'adapter convenablement à la clarté prévalente ». Wilcox et Purdy avaient aussi signalé, à propos de leurs recherches sur la capacité discriminative d'un récepteur unique, toute l'importance du champ environnant la plage expérimentale.

Nous avons d'ailleurs rapidement constaté l'influence de l'éclairement environnant. Il suffit d'effectuer quelques mesures à la lumière du jour pour remarquer

aussitôt les perturbations causées par le soleil, les nuages ou la pluie. Nous avons essayé alors de maintenir constant l'éclairement de la pièce en baissant les stores et en procédant à la lumière électrique (le globe éclairant étant placé derrière l'observateur afin d'éviter les phénomènes d'éblouissement). Mais là encore on peut être induit en erreur par les brillances très disparates des divers objets du laboratoire : l'œil est attiré par les objets brillants, ou cherche une sensibilité accrue en fixant les endroits les plus sombres, en particulier la paroi du coffret, peinte en noir.

Nous avons finalement choisi la solution suivante. Devant le visage de l'observateur se trouve, fixé à une potence, un coffret. A l'intérieur de ce coffret on a placé une ampoule électrique qui éclaire un verre dépoli de 25 × 20 cm, formant la paroi du coffret faisant face à l'observateur. Avant de commencer les mesures, l'observateur place le coffret à une quinzaine de centimètres devant ses yeux, et regarde en direction du verre dépoli durant une trentaine de minutes afin de s'adapter à la brillance de ce dernier (en faisant varier la tension de l'ampoule éclairante on peut donc faire varier l'état d'adaptation préalable — il suffit d'un étalonnage à l'aide du brillancemètre Jobin-Yvon). Au moment de la mesure il enlève le coffret de son champ de vision par rotation de la potence (un contact automatique éteint en même temps l'ampoule). Après 1 minute de mesures il replace le coffret devant ses yeux pour 1 ou 2 minutes et ainsi de suite, jusqu'à la fin des mesures.

Cette façon de procéder permet de définir l'état d'adaptation de l'œil durant les mesures (tout au moins, ainsi que nous le verrons dans le chapitre IV, en ce qui concerne les bâtonnets). Elle nous a permis aussi de faire varier la brillance de préadaptation, que nous appellerons b, de 0,6 bougies/m² à 6 000 bougies/m².

Mesures en vision indirecte. Mesures dans l'obscurité. — Pour effectuer les mesures en vision périphérique, l'observateur doit fixer un repère tout en concentrant son attention sur la source lumineuse, qu'il voit indirectement. Toutefois, si l'on garde la direction du regard fixe (c'est-à-dire si l'on forme l'image de la source en permanence au même point de la rétine), l'œil paraît se fatiguer rapidement, et tout papillotement disparaît (ainsi que l'ont fait remarquer Y. Le Grand et Geblewicz [12], ce phénomène est probablement dû à une adaptation se produisant dans le centre cérébral de la vision). Il importe donc de pouvoir promener le regard, et à cet effet de repérer les différents angles de visée, que nous appellerons α, non pas simplement à l'aide d'un point, mais à l'aide d'arcs de cercle centrés sur O.

Afin que ces repères soient visibles dans l'obscurité, nous les avons faits à l'aide de sulfure de zinc phosphorescent. Lors des mesures dans l'obscurité, le deuxième observateur, chargé de la lecture des voltmètres, s'éclaire à l'aide d'une petite ampoule rouge, cachée par un grand écran aux yeux de l'expérimentateur.

Mesures en lumière colorée. — Nous avons à cet effet placé divers écrans colorés Wratten ou Pyrex contre le verre dépoli situé en O. Nous n'avons évalué qu'assez grossièrement leurs coefficients de transmission (en photométrie hétérochrome, à l'aide du brillancemètre Jobin-Yvon), étant donné que seule l'allure du phénomène en lumière colorée nous intéressait.

Nous avons aussi été amené à nous adapter en lumière rouge. Pour cela on a disposé à l'intérieur du « coffret d'adaptation » une ampoule rouge de photographe, et de plus on a recouvert le verre dépoli du coffret de papier « Rubra ». On a vérifié au spectroscope que seul le rouge passait, et on a étalonné *grosso modo* la brillance en fonction de la tension.

Diamètre pupillaire. — Toutes les mesures ont été effectuées d'un seul œil (celui qui, étant donné la position des repères par rapport à la source, permettait d'éviter la tache aveugle de Mariotte), avec pupille naturelle.

Voici, à titre indicatif, les diamètres pupillaires respectifs des trois observateurs A. I., J. L., et J. C., pour les diverses brillances d'adaptation utilisées au cours des mesures (3) (diamètres déterminés par la méthode de Fick-Broca des cercles de diffusion tangents) :

brillance d'adaptation en bougies/m²	diamètre pupillaire en mm		
	A. I.	J. L.	J. C.
6 000	2,9	2,5	2,8
600	3,7	2,8	3
600	4,7	3,1	3,9
6	5,5	3,5	4,9
0,6	5,8	3,9	5,4
0	6	3.9	5,8

Signalons à ce propos une unité de brillance proposée par Troland, le « photon » (que nous rencontrerons à propos des résultats expérimentaux de Wright), pouvant, par suite de sa dénomination malheureuse, prêter à confusion. Le photon correspond à l'éclairement rétinien réalisé par une surface de brillance égale à 1 bougie/m² vue à travers une ouverture pupillaire de 1 mm².

$$B \text{ photons} = B \text{ bougies/m}^2 \times (\text{surface pupillaire}) \text{ mm}^2.$$

Quelques autres considérations générales. — Chaque mesure a été faite par deux des trois observateurs A. I., J. L., J. C. — Si les sensibilités étaient assez variables d'un expérimentateur à l'autre (quoique tous fussent jeunes, entraînés, et doués d'une vue normale), l'allure des phénomènes était sensiblement la même pour

(3) Les chiffres que nous donnons sont des moyennes : en fait le diamètre pupillaire varie constamment.

tous, ainsi que nous le verrons. Mais il serait évidemment imprudent de vouloir tirer de nos mesures des conclusions statistiques.

La dispersion des mesures est assez grande (4), surtout à fréquence de papillotement élevée. Il a donc été nécessaire d'établir des moyennes sur un grand nombre de mesures (nous préciserons ce nombre ainsi que la valeur de la dispersion dans l'exposé de nos résultats).

---

(4) Il est difficile de fixer longuement un point lumineux : le globe oculaire a continuellement tendance à osciller légèrement, ce qui augmente la dispersion des mesures.

CHAPITRE III

Résultats expérimentaux.

Sauf indication contraire, il s'agit de mesures faites en lumière blanche, à l'aide d'une source lumineuse de 1,1 mm de diamètre placée à 4,60 m de l'œil de l'observateur, et apparaissant ainsi sous un angle δ voisin de 50″.

A. — Influence de la localisation rétinienne a préadaptation constante.

L'œil étant préalablement adapté à une brillance $b = 0{,}6$ bougies m^2, nous avons étudié la loi de variation du rapport $\Delta I/I$ en fonction de I pour des angles de visée α égaux à 0 (vision directe), 1°, 2°, 5°, 10°, 20° et 30°, la fréquence du papillotement étant $f = 8$.

La figure 7 traduit l'ensemble des résultats pour les observateurs A. I. et J. L. Chaque point de la courbe représente la moyenne de 12 mesures (6 dans le sens qui fait apparaître le papillotement et 6 dans le sens qui le fait disparaître), étagées sur plus d'un mois. (Nous recommencions les mêmes mesures à une ou deux semaines d'intervalle, afin de nous assurer qu'on retrouve les mêmes résultats). Afin de ne pas alourdir la figure, nous n'avons indiqué les limites de dispersion des mesures que sur une courbe $\alpha = 30°$. La dispersion est du même ordre pour les autres angles de visée α (nous la fournissons d'ailleurs figure 9 pour tous les angles α utilisés).

On observe que :

1. log $\Delta I/I$ décroît lorsque log I croît, d'une façon continue, sans aucune scission dans la courbe ;
2. les courbes de variation obtenues pour diverses localisations rétiniennes ne sont pas superposables par translation ;
3. les courbes relatives à $\alpha > 5°$ sont approximativement 2 fois plus inclinées que celles relatives à $\alpha < 5°$;
4. pour l'observateur J. L. les résultats deviennent sensiblement indépendants de α si $\alpha > 10°$.

B. — Influence de la brillance de préadaptation de l'œil entre 0,6 bougies/m² et 6 000 bougies/m².

Utilisant toujours une fréquence de papillotement égale à 8, nous avons étudié la loi de variation de $\Delta I/I$ en fonction de I pour des angles de visée α égaux à 0, 1°,

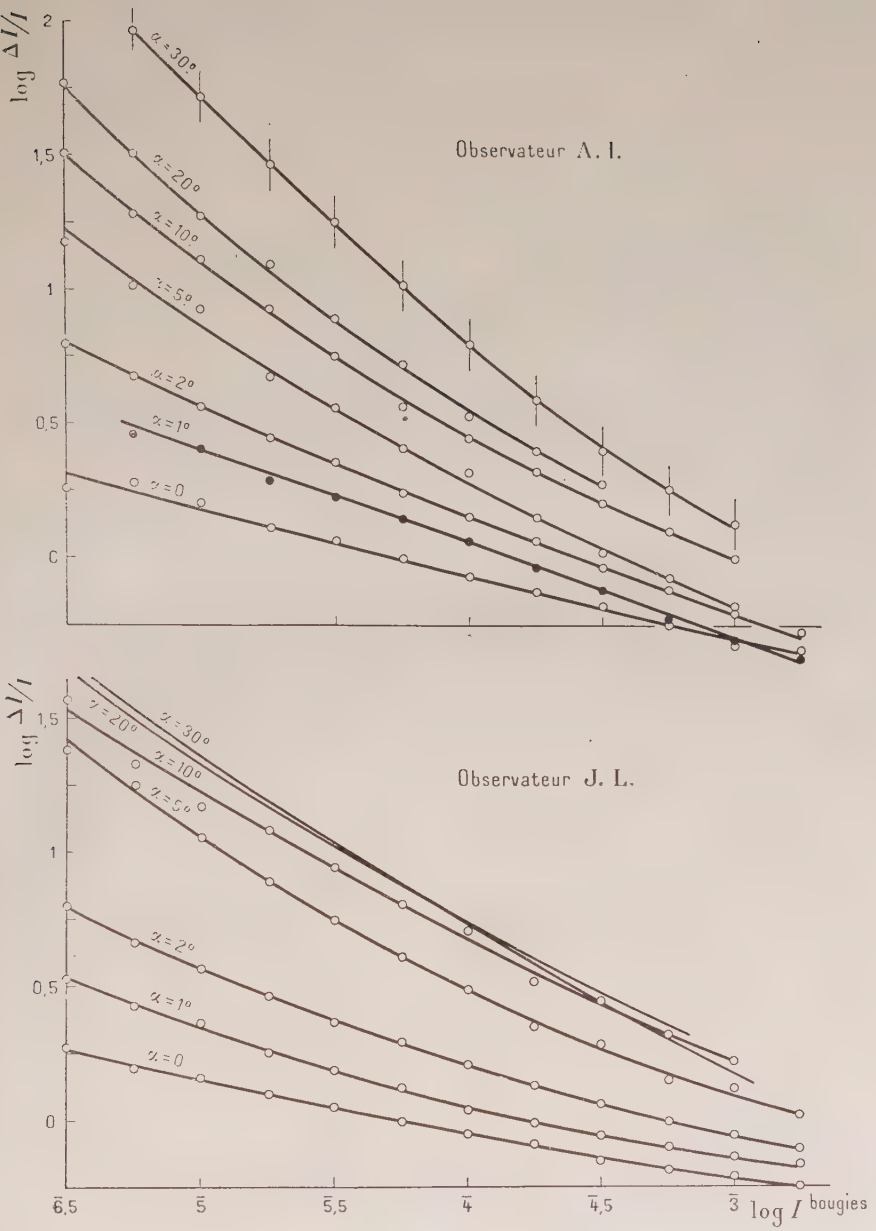


Fig. 7. — Influence de la localisation rétinienne après adaptation constante. Diamètre apparent de la source : $\delta = 50'$. Fréquence de papillotement : $f = 8$/seconde. Brillance d'adaptation : $b = 0{,}6$ bougies/m². — Rappelons qu'entre l'intensité I de la source ponctuelle et la brillance B du verre dépoli disposé contre cette source, on a la relation log B bougies/m² = log I bougies + 6.

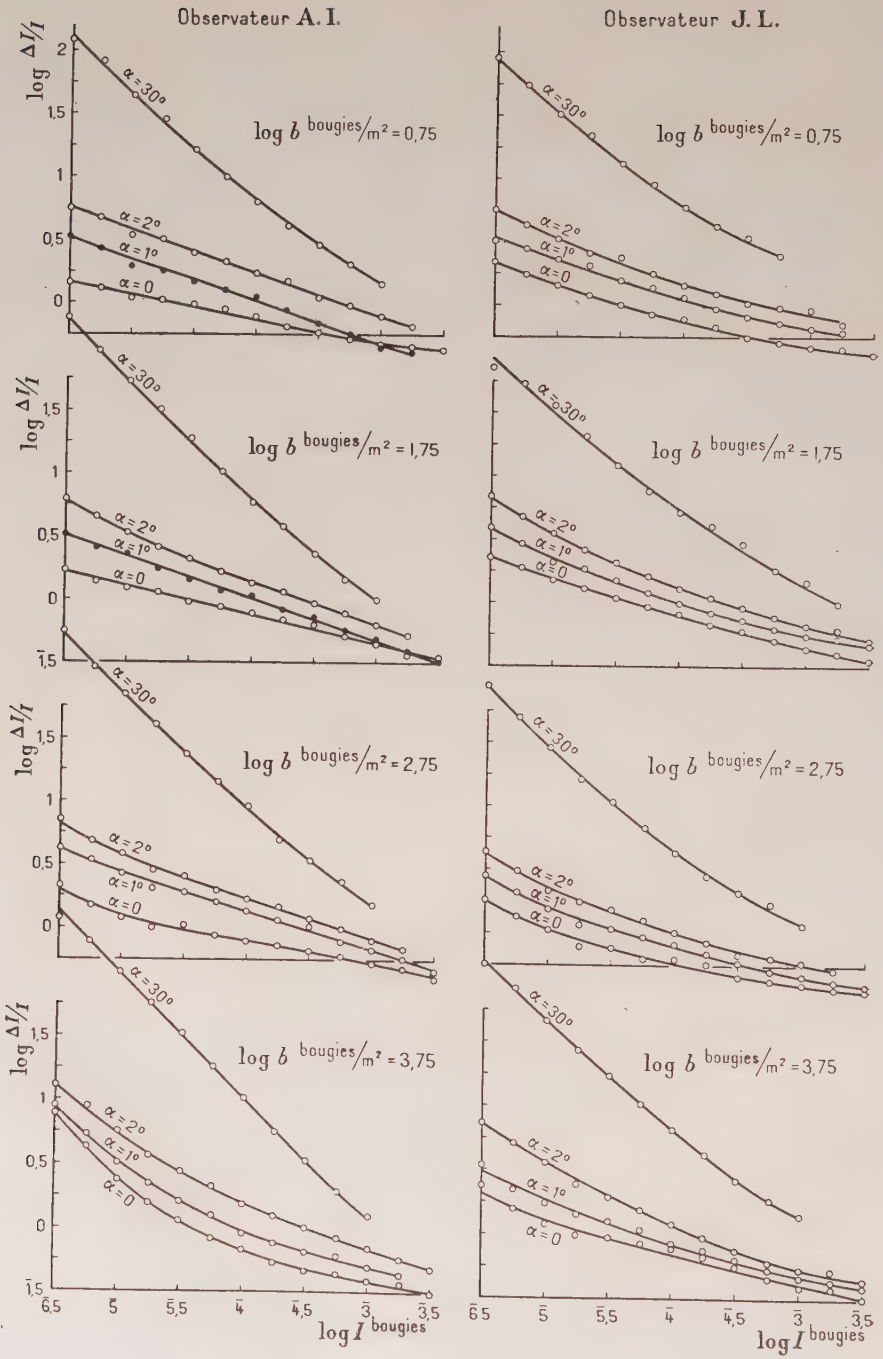


FIG. 8. — Influence de la localisation rétinienne pour divers états d'adaptation b. — $\delta = 50'$. $f = 8$/seconde.

2° et 30°, l'œil étant préalablement adapté à une brillance b que nous avons prise successivement égale à 6 bougies/m², 60 bougies/m², 600 bougies/m² et 6 000 bougies/m².

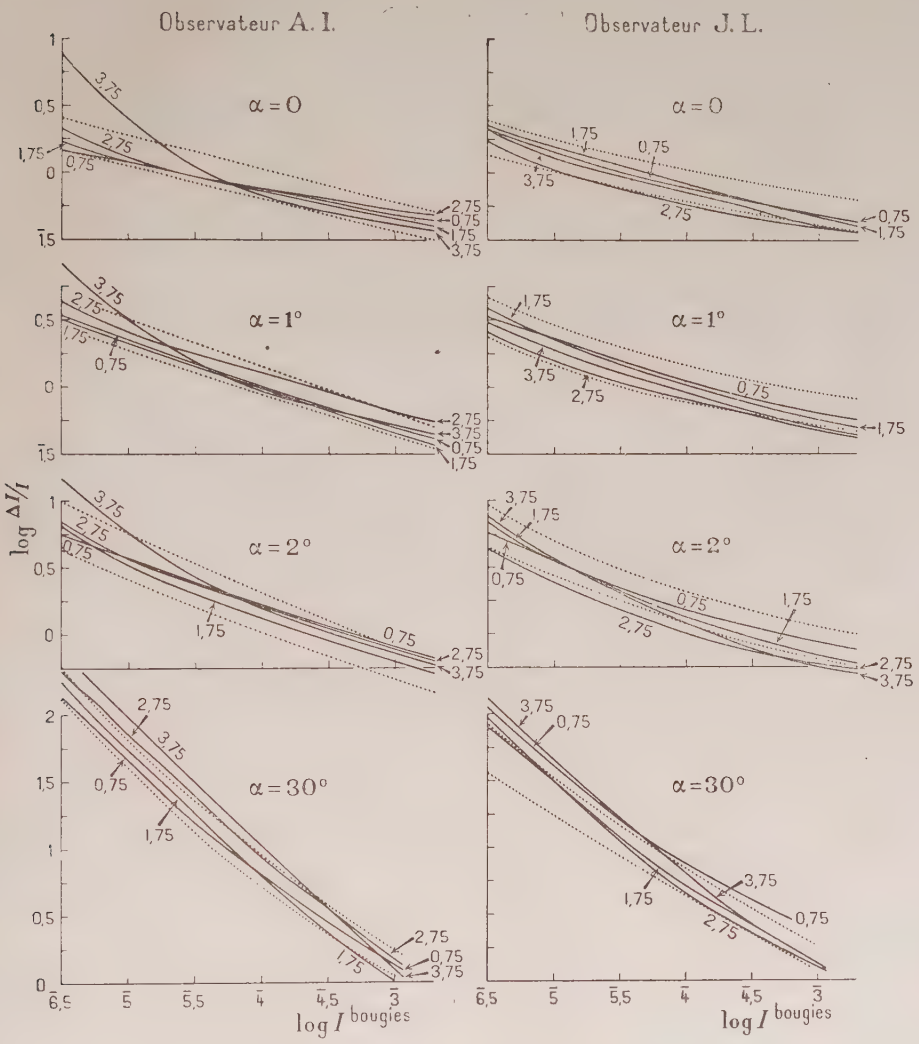


Fig. 9. — Influence de la brillance de préadaptation b (log b bougies/m² = 0,75 — 1,75 — 2,75 et 3,75) pour diverses localisations rétiniennes. — $\delta = 50'$. $f = 8$/seconde. — En pointillé les limites de dispersion des mesures après adaptation à log b bougies/m² = $\bar{1}$,75 (représentées ci-dessus fig. 7).

La figure 8 traduit les résultats obtenus par les observateurs A. I. et J. L. Chaque point représente la moyenne de 12 mesures étagées sur plus d'un mois.

Afin de préciser l'influence de la brillance de préadaptation, nous avons, pour chacun des deux observateurs et pour chaque angle de visée, reporté sur un même

graphique les quatre courbes obtenues pour $b = 6$, 60, 600 et 6 000 bougies/m² (figure 9). Les lignes en pointillé représentent les limites de dispersion des mesures obtenues ci-dessus pour les mêmes angles de visée, mais pour $b = 0{,}6$ bougies/m². On observe qu'aux erreurs de mesure près la brillance de préadaptation n'a sensiblement aucune influence lorsqu'elle varie entre 0,6 bougies/m² et 6 000 bougies/m². (Pour l'observateur A. I. toutefois, la sensibilité différentielle diminue aux faibles intensités et en vision fovéale, lorsque la brillance de préadaptation atteint 6 000 bougies/m²).

C. — Influence d'une préadaptation de l'œil a l'obscurité.

Mêmes mesures que ci-dessus (source ponctuelle, fréquence de papillotement égale à 8/seconde, $\alpha = 0$, 1°, 2°, 5°, 10°, 20° et 30°), mais après adaptation de l'œil à l'obscurité.

La figure 10 traduit les résultats obtenus par les observateurs A. I. et J. L. Chaque point représente la moyenne de 14 mesures étagées sur plus d'un mois. Les lignes en trait discontinu représentent les limites de dispersion des mesures. A titre de comparaison, nous avons reporté en pointillé les limites de dispersion des mesures effectuées pour les mêmes angles α après adaptation à 0,6 bougies m². Signalons que ces deux groupes de mesures avaient été effectuées les mêmes jours, afin de faciliter leur comparaison.

On observe que :

1. pour $\alpha > 5°$ la sensibilité différentielle est accrue par une préadaptation à l'obscurité ;

2. pour $\alpha < 5°$ la sensibilité différentielle est au contraire moindre après adaptation à l'obscurité qu'après adaptation à la lumière.

Nous avons représenté à titre indicatif, figure 11, l'ensemble des résultats relatifs aux observateurs A. I. et J. L. après adaptation à l'obscurité. En trait continu, les courbes correspondant à $\alpha < 5°$, et en trait discontinu celles correspondant à $\alpha > 5°$.

De même qu'après adaptation à la lumière, on observe que chaque courbe est continue, et que les diverses courbes ne sont pas superposables par translation.

On remarquera aussi que l'effet provenant de l'adaptation à l'obscurité varie suivant les observateurs (plus grand pour A. I. que pour J. L. aux faibles intensités, plus grand pour J. L. que pour A. I. aux fortes intensités).

Nous avons enfin représenté (figure 12) les courbes de variation de $\log \Delta I/I$ en fonction de l'angle de visée α, pour trois valeurs régulièrement espacées de $\log I$. En trait plein les résultats relatifs à la préadaptation à l'obscurité, et en trait discontinu ceux relatifs à la préadaptation à la lumière.

Ces courbes font ressortir les deux résultats déjà observés sur la figure 10.

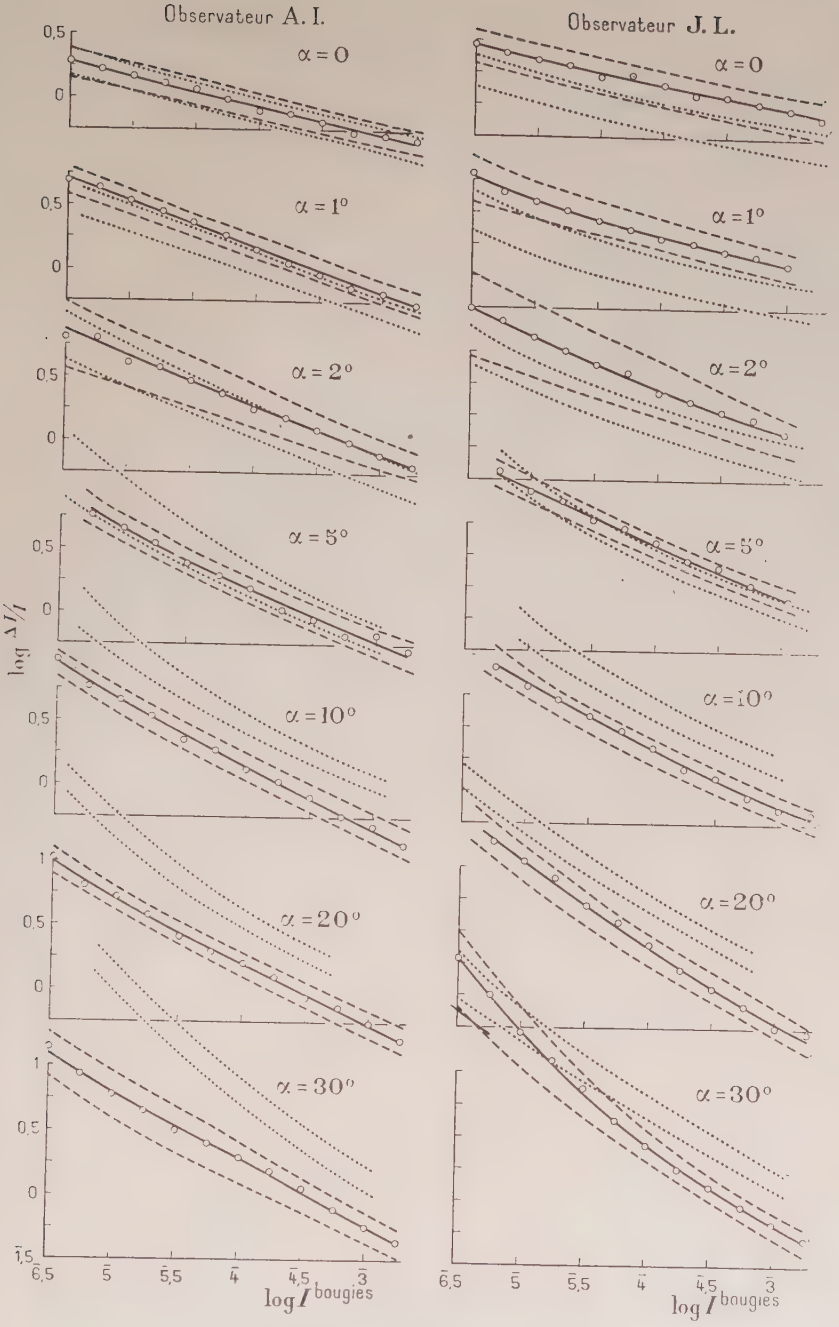


FIG. 10. — Influence d'une préadaptation de l'œil à l'obscurité, pour diverses localisations rétiniennes. — $\delta = 50'$. $f = 8$/seconde. — En trait discontinu, les limites de dispersion des mesures. — A titre de comparaison, on a représenté en pointillé les limites de dispersion des mesures après adaptation à $b = 0{,}6$ bougies/m².

On observera, en outre, que :

1. pour l'observateur J. L. l'accroissement de sensibilité après adaptation à l'obscurité est maximum pour $10^o < \alpha < 15^o$;

2. pour l'observateur J. L. et pour $\alpha > 10^o$ les résultats ne restent indépendants de α après adaptation à l'obscurité qu'aux fortes intensités.

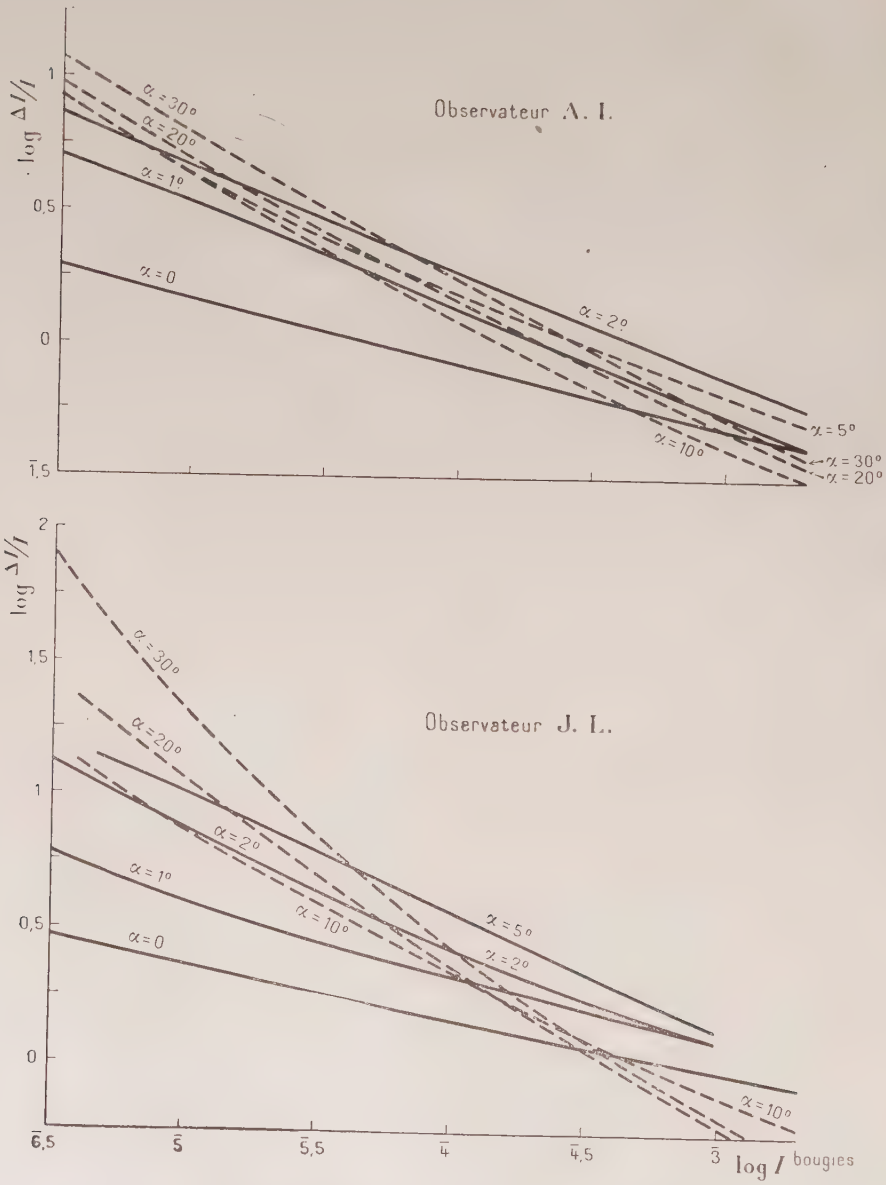


Fig. 11. — Influence de la localisation rétinienne après adaptation à l'obscurité. — $\delta = 50'$. $f = 8$/seconde.

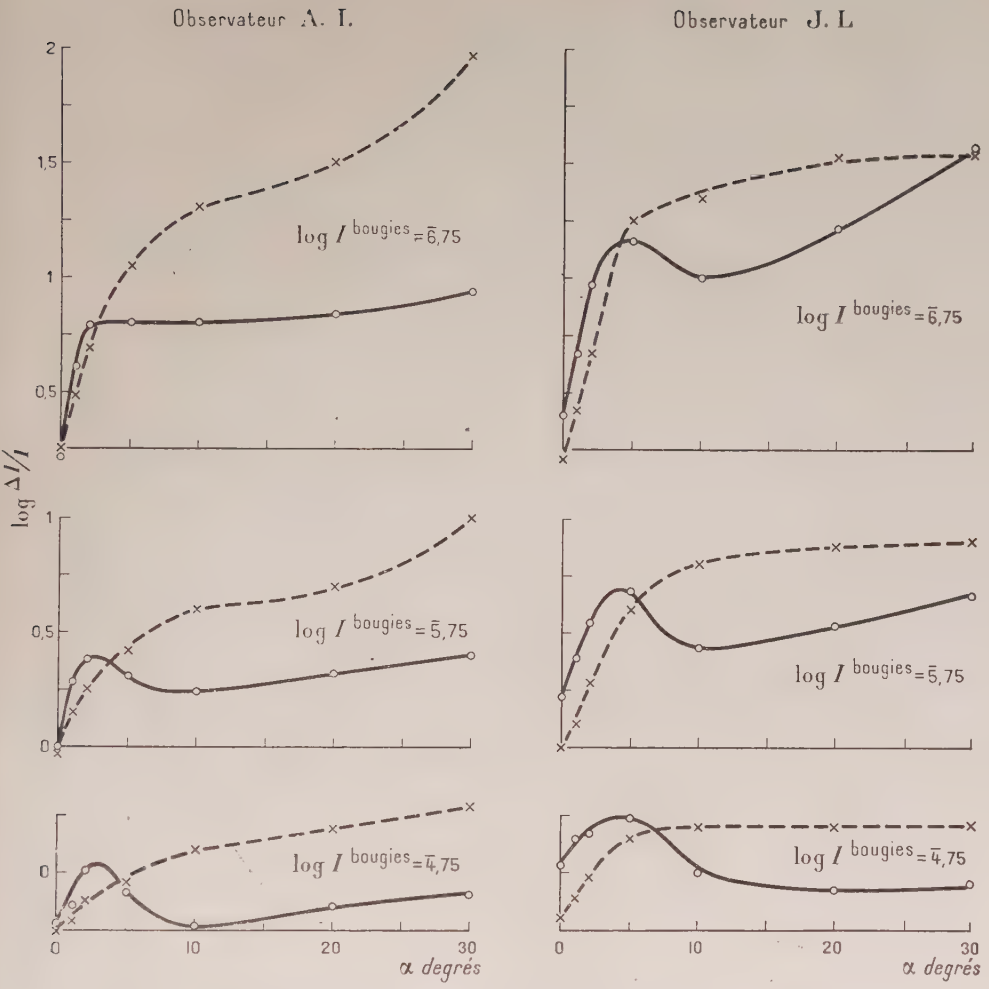


Fig. 12. — Sensibilité différentielle de l'œil après adaptation à l'obscurité (trait plein) et après adaptation à la lumière (trait discontinu), en fonction de l'angle de visée α. — $\delta = 50'$. $f = 8$/seconde.

D. — Influence de la fréquence de papillotement pour des sources ponctuelles en lumière blanche et en lumières de diverses couleurs.

Quelques expériences préliminaires nous ont montré que l'accroissement de sensibilité fovéale après exposition de l'œil à la lumière s'amplifie si l'on augmente la fréquence de papillotement, et disparaît au contraire à fréquence faible. Et ceci quels que soient α (inférieur toutefois à 5° évidemment), et I.

Afin d'étudier l'influence de la fréquence nous avons fait varier celle-ci entre

1 et 10 (au delà de 10 interruptions par seconde on s'approche de la fréquence critique de fusion, et les mesures deviennent très disparates), gardant log I constant et égal à $\bar{5},25$, et procédant uniquement en vision directe (afin de se limiter aux cônes, pour lesquels le phénomène semble se produire).

La figure 13 traduit les résultats obtenus par les observateurs J. L. et J. C., en lumière blanche. En trait plein la courbe obtenue après adaptation à l'obscurité, en trait discontinu celle obtenue après adaptation à une brillance voisine de 0,6 bougies/m² (les deux groupes de mesures étaient effectuées les mêmes jours, afin de faciliter leur comparaison). Chaque point représente la moyenne de 70 mesures.

On observe que :

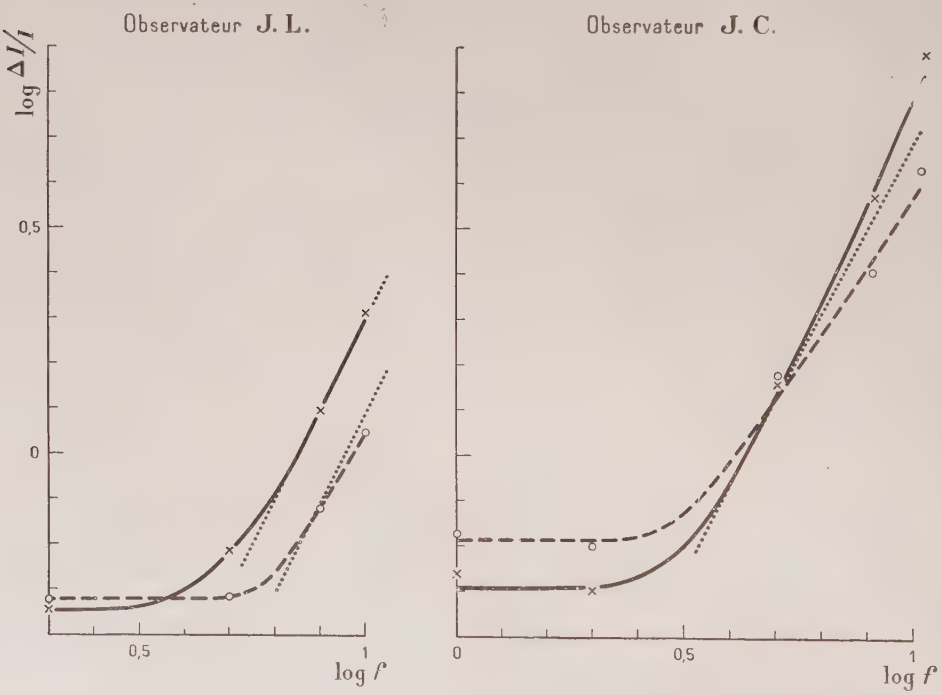


Fig. 13. — Influence de la fréquence de papillotement après adaptation à l'obscurité (trait plein) et après adaptation à la lumière (trait discontinu), en vision directe. — $\delta = 50''$. log I bougies $= \bar{5},25$. — La droite en pointillé représenterait une variation de $\Delta I/I$ proportionnelle au carré de la fréquence.

1. pour une fréquence supérieure à 4/seconde pour J. L. et supérieure à 5 pour J. C., la sensibilité différentielle est accrue par une préadaptation à la lumière ;

2. la sensibilité différentielle diminue avec la fréquence plus rapidement après adaptation à l'obscurité qu'après adaptation à la lumière ; il s'ensuit que le phénomène précité s'amplifie lorsque la fréquence augmente (à titre de comparaison on a tracé en pointillé une droite qui représenterait une variation de $\Delta I/I$ proportionnelle à f^2) ;

3. $\Delta I/I$ tend vers une constante lorsque la fréquence diminue.

La figure 14 représente les résultats obtenus en lumière rouge (courbes marquées R) et en lumière bleue (courbes marquées B), d'une part après adaptation à l'obscurité (trait plein), d'autre part après adaptation à une brillance voisine de 0,6 bougies m² (trait discontinu). Les coefficients de transmission des écrans colorés n'étant déterminés qu'approximativement par photométrie hétérochrome, il ne faut tirer aucune conclusion des positions relatives des courbes B et R.

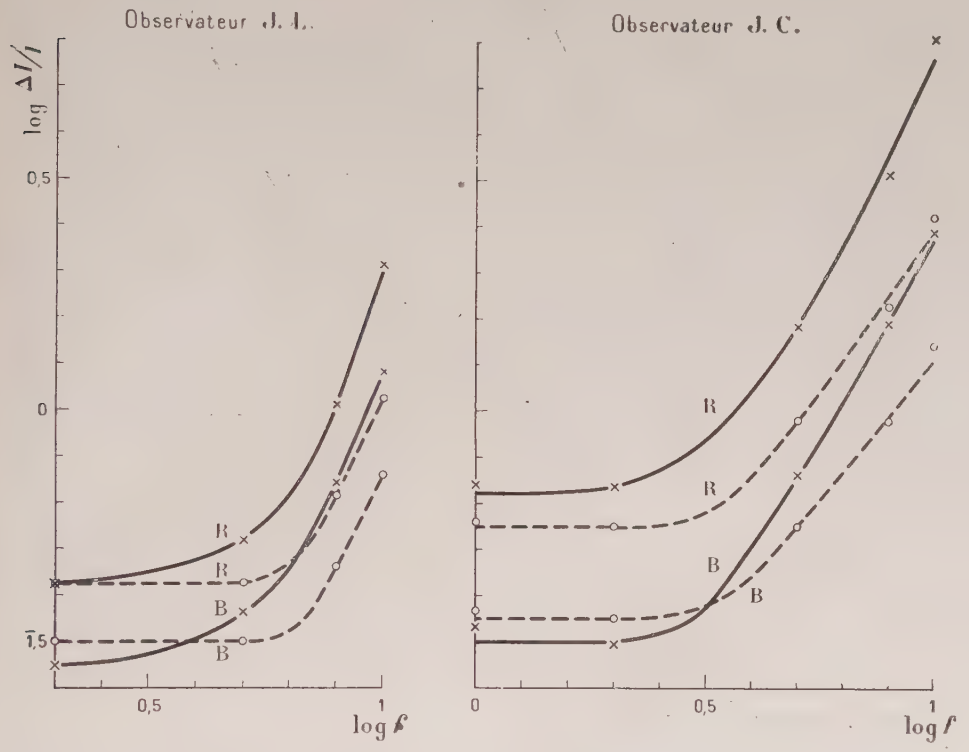


Fig. 14. — Influence de la fréquence de papillotement en lumière rouge (courbes marquées R) et en lumière bleue (courbes marquées B), en vision directe. — $\delta = 50''$. log I bougies $\neq$ 5,25 (par photométrie hétérochrome).

On observe que les résultats ont exactement la même allure qu'en lumière blanche (en lumière rouge toutefois la sensibilité différentielle serait meilleure après adaptation à la lumière qu'après adaptation à l'obscurité, même à fréquence faible).

E. — Influence du diamètre apparent de la source lumineuse.

Nous avons fait l'étude de l'influence de la fréquence de papillotement, en lumière blanche et en vision directe, en utilisant des diaphragmes de 3,3 mm

et de 30 mm de diamètre (soit des sources lumineuses apparaissant sous des angles δ voisins de 2'30'' et 23').

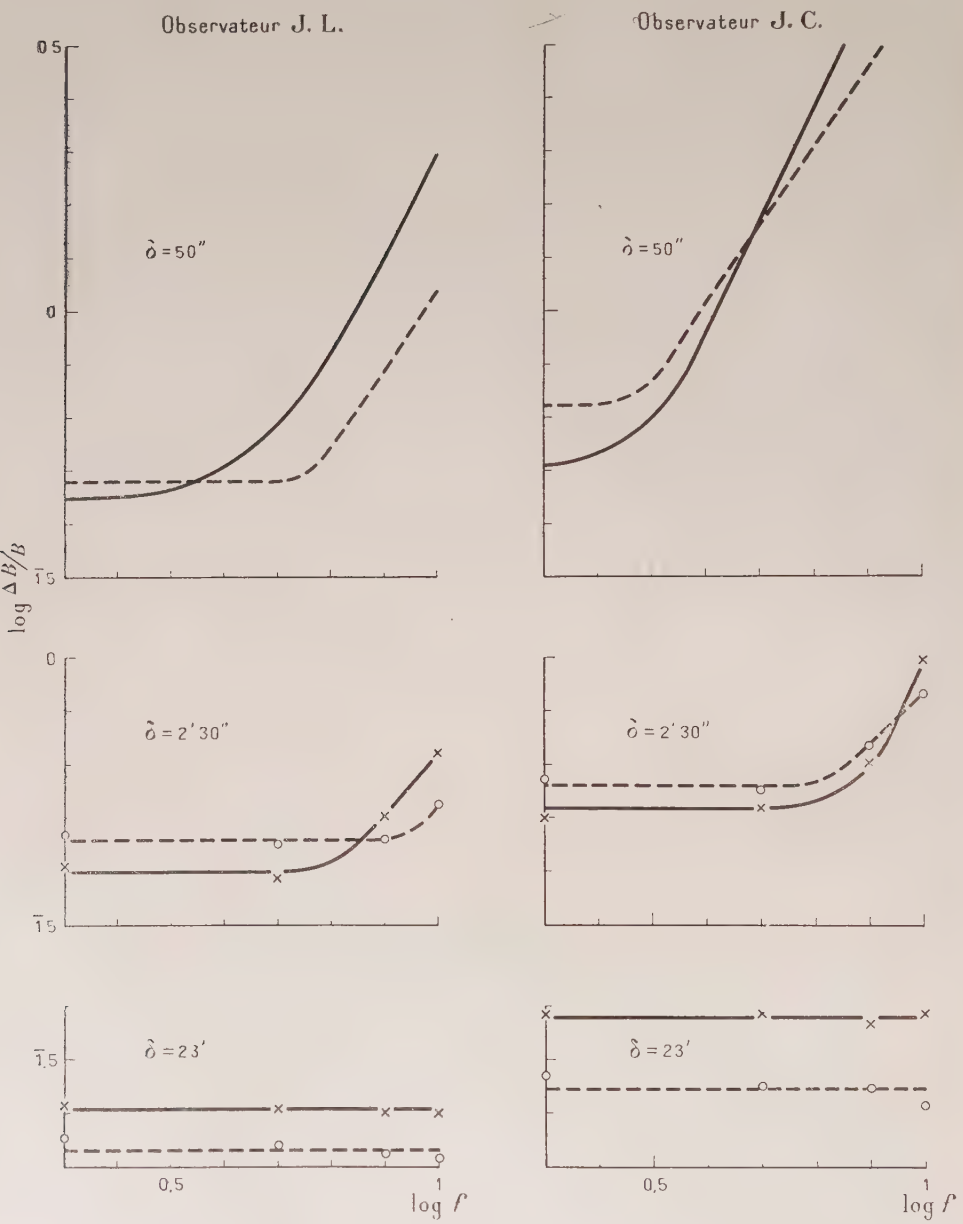


Fig. 15. — Influence de la fréquence de papillotement f pour divers diamètres apparents δ de la source lumineuse, en vision directe, après adaptation à l'obscurité (trait plein) et après adaptation à la lumière (trait discontinu). log B bougies/m² = 1,25.

La figure 15 traduit les résultats obtenus par les observateurs J. L. et J. C. (pour $\log B = 1{,}25$). En trait plein les courbes obtenues après adaptation à l'obscurité, et en trait discontinu celles obtenues après adaptation à une brillance b voisine de 0,6 bougies/m² (les deux groupes de mesures étaient effectuées les mêmes jours afin de faciliter leur comparaison). Chaque point représente la moyenne d'une centaine de mesures. A titre de comparaison nous avons reproduit figure 15 les résultats obtenus ci-dessus pour une source ponctuelle.

On observe que :

1. lorsque le diamètre de la source lumineuse augmente, la fréquence au delà de laquelle $\Delta I/I$ cesse d'être constant augmente, si bien que pour $\delta = 23'$ la fraction $\Delta I/I$ devient invariable lorsque f varie entre 2 et 10 interruptions par seconde ;

2. lorsque δ augmente, la sensibilité différentielle devient meilleure après adaptation à la lumière qu'après adaptation à l'obscurité, même à fréquence faible.

CHAPITRE IV

Discussion des résultats expérimentaux.

A. — Considérations préliminaires sur l'application de la théorie photochimique de S. Hecht au problème de discrimination des brillances (1).

Etat stationnaire. — Nous avons vu au chapitre I l'expression de la vitesse globale des réactions photochimique et régénératrice (commune à Hecht, à Byram, et à Moon et Spencer) :

$$\frac{dx}{dt} = k_1 B\,(a - x)^m - k_2 x^n. \tag{3}$$

A l'équilibre, c'est-à-dire après adaptation de l'œil à la brillance B, cette vitesse devient nulle, et l'on a :

$$k_1 B\,(a - x)^m = k_1 x^n,$$

d'où, en posant avec Hecht $\frac{k_1}{k_2} = K$:

$$KB = \frac{x^n}{(a - x)^m}. \tag{4}$$

Pour $m = n = 1$, l'équation (4) s'écrit :

$$KB\,(a - x) = x,$$

d'où :

$$x = \frac{KBa}{KB + 1} = \frac{a}{1 + \frac{1}{KB}}. \tag{5}$$

---

(1) Lorsqu'il s'agit de plages lumineuses étendues, il faut parler de brillances et non d'intensités. Lorsqu'il s'agit de sources ponctuelles, ainsi que c'est le cas dans nos mesures, il faut au contraire parler d'intensités et non de brillances. C'était notre intention primitive. Toutefois on verra dans ce qui suit que nous sommes parfois amené à faire intervenir les résultats obtenus antérieurement à l'aide de plages étendues (notamment à propos de l'intervention de la dualité du mécanisme de la vision, ainsi que des mesures de Wright, et de Lythgoe et Tansley), et que, par ailleurs, dans certaines équations interviennent simultanément l'intensité de la source ponctuelle et la brillance de préadaptation. Afin de ne pas parler tantôt d'intensités et tantôt de brillances, nous avons pensé qu'il serait préférable de n'utiliser que ce dernier terme dans tout le développement qui suit. Suivant une remarque faite dans le chapitre II, la « brillance » de notre source ponctuelle sera celle du verre dépoli disposé contre elle.

Pour $m = n = 2$, l'équation (4) s'écrit :

$$KB\,(a^2 + x^2 - 2\,ax) = x^2,$$

soit :

$$(KB - 1)\,x^2 - 2KBax + KBa^2 = 0,$$

d'où :

$$x = \frac{KBa \pm \sqrt{K^2B^2a^2 - K^2B^2a^2 + KBa^2}}{KB - 1} = \frac{a\,(KB \pm \sqrt{KB})}{KB - 1},$$

$$x = a\,\frac{\sqrt{KB}\,(\sqrt{KB} \pm 1)}{(\sqrt{KB} - 1)\,(\sqrt{KB} + 1)} = \frac{a\sqrt{KB}}{\sqrt{KB} \mp 1},$$

soit enfin :

$$(6) \qquad x = \frac{a}{1 + \dfrac{1}{\sqrt{KB}}}$$

(x devant croître lorsque B croît, seul le signe + convient).

Critérium de discrimination des brillances, selon Hecht. — Nous ne parlerons pas de l'ancienne formulation de Hecht, tendant à expliquer pourquoi la courbe de variation de $\Delta B/B$ en fonction de B passe par un minimum. L'accroissement de $\Delta B/B$ aux fortes brillances paraît aujourd'hui définitivement rejeté, et de toute façon, ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer au chapitre I, son explication résiderait dans une saturation nerveuse et non dans le processus photochimique.

L'œil étant adapté à une brillance B, on a :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_B = k_1 B\,(a - x)^m - k_2 x^n = 0$$

et

$$(4) \qquad KB = \frac{x^n}{(a - x)^m}.$$

Si on fait agir brusquement une source de brillance $B + \Delta B$, aucune modification de concentration n'ayant eu le temps de se produire, la vitesse de la réaction deviendra :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_{B+\Delta B} = k_1\,(B + \Delta B)\,(a - x)^m - k_2 x^n.$$

L'accroissement de vitesse provoqué par l'accroissement de brillance ΔB est donc :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\Delta B} = \left(\frac{dx}{dt}\right)_{B+\Delta B} - \left(\frac{dx}{dt}\right)_B = k_1\,\Delta B\,(a - x)^m.$$

Hecht admet que l'accroissement de brillance ΔB sera perceptible si $\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\Delta B}$ est juste suffisant, et égal à une constante C :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\Delta B} = k_1 \Delta B (a - x)^m = C. \tag{7}$$

Loi de variation de $\Delta B/B$ *en fonction de* B. — Divisant (7) par (4), on a :

$$\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2 x^n}. \tag{8}$$

L'œil étant supposé préalablement adapté à la brillance B, l'équation (4) permet de calculer x^n en fonction de B. En remplaçant x^n par la valeur obtenue dans l'équation (8), on obtient la loi de variation de $\Delta B/B$ en fonction de B.

Pour $m = n = 1$, on a, d'après (5) :

$$x = \frac{a}{1 + \frac{1}{KB}},$$

d'où, en remplaçant dans l'équation (8) :

$$\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2 a}\left(1 + \frac{1}{KB}\right). \tag{9}$$

Pour $m = n = 2$ on a, d'après (6) :

$$x^2 = \frac{a^2}{\left(1 + \frac{1}{\sqrt{KB}}\right)^2},$$

d'où, en remplaçant dans l'équation (8) :

$$\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2 a^2}\left(1 + \frac{1}{\sqrt{KB}}\right)^2. \tag{10}$$

On peut faire un calcul analogue pour $m = 1$, $n = 2$, et pour $m = 2, n = 1$. On verra, figure 16, les diverses courbes de variation obtenues, telles qu'elles sont publiées par Hecht (les constantes telles que $\frac{C}{k_2 a}$ ou $\frac{c}{k_2 a^2}$ ont été prises égales à l'unité sur la figure).

Ainsi que le montrent les équations (9) et (10), pour B très petit $\frac{\Delta B}{B}$ varie comme $\frac{1}{B}$. Autrement dit, ΔB devient constant et égal au seuil de sensibilité absolue.

Influence de la localisation rétinienne. — En coordonnées logarithmiques, les diverses constantes ne font que fixer la position de la courbe le long de l'axe des abscisses (constante K) et de l'axe des ordonnées (constantes analogues à $\frac{k_2 a}{c}$). Si on fait varier ces constantes, la courbe se retrouve à une translation près.

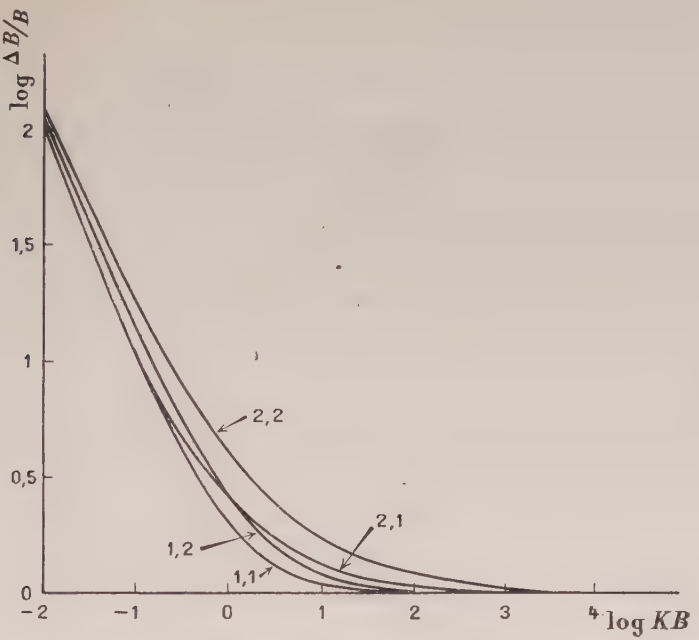


FIG. 16. — Influence des coefficients m et n sur la loi de variation de log $\Delta B/B$ en fonction de log B.

C'est le cas lorsqu'on fait varier les dimensions de la source ou sa localisation. Si on suppose les mécanismes de vision des cônes et des bâtonnets constants quel que soit le point de la rétine considéré (autrement dit si on admet m et n fixes), seules les variables a, et peut-être C, changeront. Ce qui revient à faire subir à la courbe une translation parallèle à l'axe des ordonnées.

Valeurs attribuées par Hecht à m et à n. — En superposant les courbes théoriques aux courbes expérimentales, Hecht trouve un parfait accord et détermine m = n = 2 pour les cônes. Pour les bâtonnets on aurait m = 2 et n = 1, mais avec moins de certitude.

Possibilité d'autres critériums de discrimination. — Hecht admet [5] qu'au lieu de prendre pour critérium de discrimination des brillances $\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\Delta B} = C$, on pourrait poser $\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\Delta B} = cx^n$, ou $\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\Delta B} = cx$.

Dans le premier cas on trouve $\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2}$, ce qui est évidemment faux, $\frac{\Delta B}{B}$ n'étant pas constant. Dans le deuxième cas, on trouve

pour $m = n = 1$: $\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2}$, faux ;

pour $m = n = 2$:

$$(11) \qquad \frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2 x^{n-1}} = \frac{C}{k_2 a}\left(1 + \frac{1}{\sqrt{KB}}\right),$$

ce qui donnerait en coordonnées logarithmiques des ordonnées 2 fois moindres que pour l'équation (10). Un tel résultat ne concorde pas avec l'expérience, selon Hecht (signalons que l'équation (11) donnerait pour B très petit une variation de $\Delta B/B$ proportionnelle aux variations de $\frac{1}{\sqrt{B}}$; ΔB ne serait donc plus constant lorsque B tend vers 0, ce qui est évidemment peu compréhensible).

Intervention de la dualité du mécanisme de la vision. — Nous allons, dans ce qui suit, supposer $m = n = 1$ pour les bâtonnets. Nous savons d'après la figure 16 que les valeurs de m et de n ne font que modifier légèrement la courbure de la courbe $\log \Delta B/B = f(\log B)$. Ceci n'a pas grande importance en ce qui concerne le but qu'on se propose ci-dessous.

D'après les calculs de Hecht ([17], p. 555), si on désigne par 100 la constante de vitesse de décomposition du pigment des cônes, celle de reconstitution est de 50 environ, la constante de vitesse de décomposition du pourpre de 7,14 et celle de reconstitution de 0,00357. On a donc :

$$K_{\text{bâtonnets}} = 2\,000 \quad \text{et} \quad K_{\text{cônes}} = 2.$$

Prenons :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}} = \frac{C}{k_2 a}\left(1 + \frac{1}{KB}\right),$$

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}} = \frac{C}{k_2 a^2}\left(1 + \frac{1}{\sqrt{KB}}\right)^2.$$

Si l'on pose

$$\left(\frac{C}{k_2 a}\right)_{\text{bâtonnets}} = \alpha,$$

$$\left(\frac{C}{k_2 a^2}\right)_{\text{cônes}} = \beta,$$

ces équations s'écrivent :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}} = \alpha\left(1 + \frac{1}{2\,000\,B}\right)^2$$

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}} = \beta\left(1 + \frac{1}{\sqrt{2B}}\right)^2.$$

α et β sont les limites vers lesquelles tend ΔB lorsque B devient très grand. Les résultats publiés par Hecht (figure 2) montreraient que lorsque les brillances sont comptées en millilamberts

$$\log \frac{\alpha}{\beta} \# 1{,}3, \quad \text{d'où} \quad \frac{\alpha}{\beta} \# 20.$$

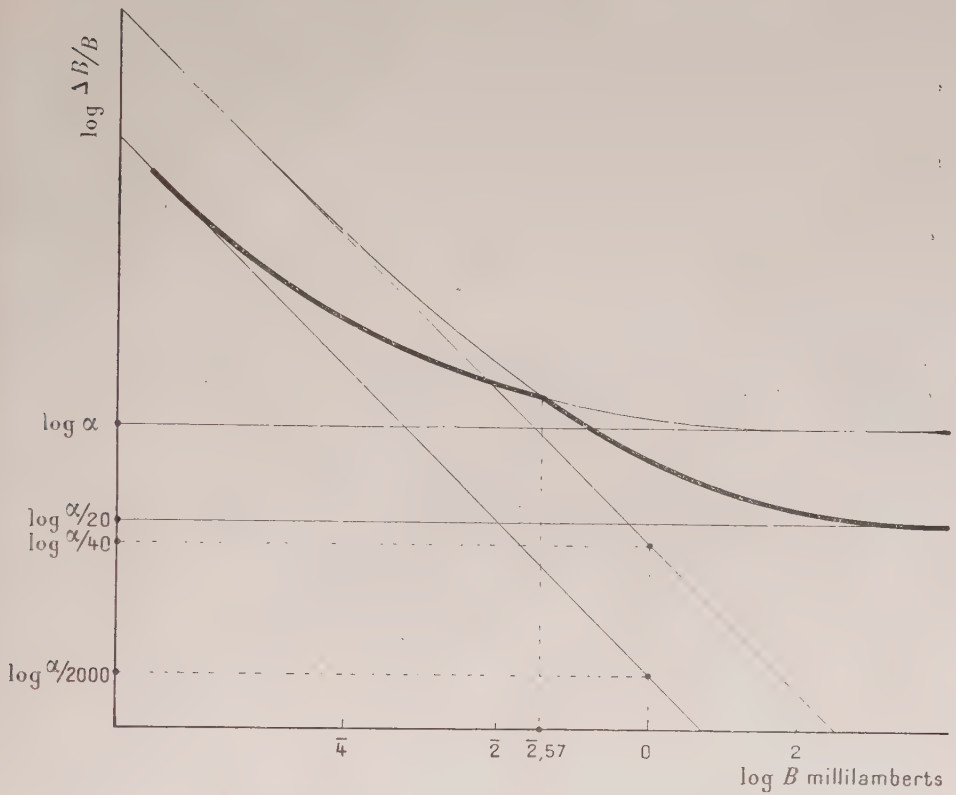


FIG. 17. — Explication de l'intervention de la dualité du mécanisme de la vision.

On peut donc écrire :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}} = \alpha\left(1 + \frac{1}{2\,000\,B}\right),$$

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}} = \frac{\alpha}{20}\left(1 + \frac{1}{\sqrt{2B}}\right)^2.$$

Lorsque B tend vers 0,

$$\log\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}} \to \log\frac{\alpha}{2\,000} - \log B,$$

$$\log\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}} \to \log\frac{\alpha}{40} - \log B.$$

On a donc finalement les deux courbes de variation représentées figure 17.

Les deux courbes se coupent pour

$$\alpha\left(1+\frac{1}{2\,000\,B}\right)=\frac{\alpha}{20}\left(1+\frac{1}{\sqrt{2B}}\right)^2.$$

ou

$$1+\frac{1}{2\,000\,B}=\frac{1}{20}+\frac{1}{40\,B}+\frac{\sqrt{2}}{20\sqrt{B}},$$

ou

$$2\,000\,B+1=100\,B+50+100\sqrt{2}\ \sqrt{B},$$

soit :

$$1\,900\,B-114\sqrt{B}-49=0,$$

d'où :

$$\sqrt{B}=\frac{57\pm\sqrt{3\,249+93\,100}}{1\,900}=\frac{57+310{,}5}{1\,900}=0{,}913,$$

ou enfin $B = 0{,}037$ millilamberts, soit log B millilamberts $= \bar{2}{,}57$. On ne retrouve qu'approximativement l'abscisse du point de scission des courbes publiées par Hecht.

En résumé :

pour log B millilamberts $< \bar{2}{,}57$, on a :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}}<\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}};$$

pour log B millilamberts $> \bar{2}{,}57$, on a :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}}<\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}}.$$

La forme de la courbe expérimentale, scindée en deux parties, s'explique donc en supposant que c'est la cellule nerveuse pour laquelle la sensibilité différentielle est la meilleure qui intervient.

B. — Disparition de l'intervention de la dualité du mécanisme de la vision. Augmentation de la sensibilité différentielle en vision périphérique après adaptation a l'obscurité.

Rappel de la configuration de la mosaïque rétinienne. — Une aire centrale, de rayon compris entre 30′ et 1°, ne contient que des cônes (150 000/mm² au centre, puis en nombre décroissant jusqu'à 75 000/mm²). Une aire légèrement plus large, d'un rayon de 1°, contient toutefois si peu de bâtonnets qu'elle peut être considérée comme n'en renfermant pratiquement pas.

A 5° de la macula la densité des cônes est tombée à 15 000/mm². A 10° elle n'est plus que de 5 000/mm², mais elle garde cette valeur pour le reste de la rétine.

Les bâtonnets croissent au contraire en nombre lorsqu'on s'éloigne du centre de la rétine. A 2° de celui-ci leur densité est déjà de 60 000/mm², à 18° elle atteint 150 000/mm². Toutefois leur densité décroît légèrement au delà. Elle est quand même de 70 000/mm² à 60° de la macula.

Vitesses respectives d'adaptation des cônes et des bâtonnets. — La figure 18 représente l'adaptation à l'obscurité de la fovéa, en lumière rouge (Hecht 1921), et la figure 19 celle d'une aire située à 5° de la fovéa, en lumière bleue (Kohlrausch 1922).

On voit que l'adaptation des bâtonnets nécessite plus de 10 minutes, alors que celle des cônes est déjà presque totale au bout de 1 minute.

Conditions d'adaptation de la rétine dans nos mesures. — Dans nos expériences, l'œil est préalablement adapté durant une trentaine de minutes à une brillance b (variable entre 6 000 bougies/m² et l'obscurité). Puis l'observateur fixe la source, dont la brillance papillote entre les valeurs B et $B + \Delta B$; la mesure ayant duré 1 minute, il se réadapte à la brillance b.

D'après ce que nous venons de dire sur les vitesses d'adaptation respectives des cônes et des bâtonnets, nous pouvons conclure que dans nos mesures les bâtonnets restent approximativement adaptés à la brillance d'adaptation b, alors que les cônes du point utilisé de la rétine ont le temps, durant chaque mesure, de s'adapter à une brillance moyenne entre B et $B + \Delta B$, soit $B + \Delta B/2$.

Formulation de la discrimination des brillances adaptée à nos conditions d'adaptation. — La théorie de Hecht suppose l'œil préalablement adapté à la brillance B ; or nous venons de voir que dans nos mesures les cônes sont adaptés à $B + \Delta B/2$ et les bâtonnets à la brillance de préadaptation b. Nous devons donc modifier en conséquence la mise en équation de Hecht.

Considérons d'abord le cas des cônes. Prenant m = n = 2, les équations (4) et (6) s'écriront dans notre cas :

$$K\left(B + \frac{\Delta B}{2}\right) = \frac{x}{(a - x)^m} \tag{12}$$

et

$$x = \frac{a}{1 + \frac{1}{\sqrt{K\left(B + \frac{\Delta B}{2}\right)}}} \tag{13}$$

L'équation (7) restant la même, l'équation (8) s'écrira :

$$\frac{\Delta B}{B + \frac{\Delta B}{2}} = \frac{C}{k_2 x^n}$$

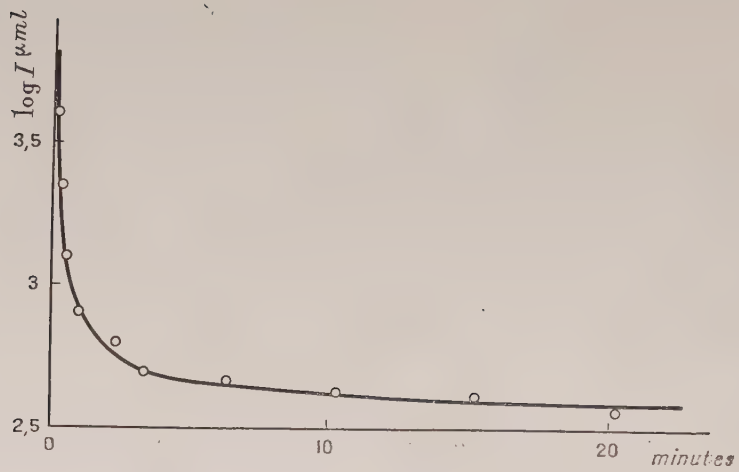


Fig. 18. — Vitesse d'adaptation des cônes.

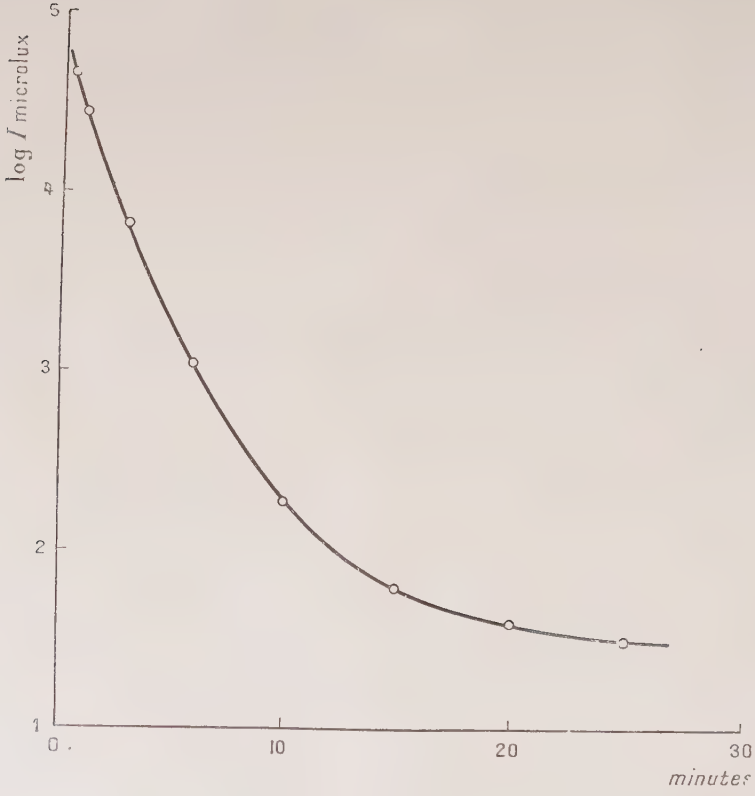


Fig. 19. — Vitesse d'adaptation des bâtonnets.

et l'équation (10) :

$$\frac{\Delta B}{B+\frac{\Delta B}{2}} = \frac{C}{k_2 a^2}\left[1+\frac{1}{\sqrt{K\left(B+\frac{\Delta B}{2}\right)}}\right]^2, \tag{14}$$

soit :

$$\frac{\frac{\Delta B}{B}}{1+\frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} = \frac{C}{k_2 a^2}\left[1+\frac{1}{\sqrt{KB\left(1+\frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}\right)}}\right]^2,$$

ou enfin :

$$\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2 a_2}\left[\sqrt{1+\frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}}+\frac{1}{\sqrt{KB}}\right]^2. \tag{15}$$

Remarquons, en passant, que l'équation (11) s'écrirait :

$$\frac{\frac{\Delta B}{B}}{1+\frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} = \frac{C}{k_2 a}\left[1+\frac{1}{\sqrt{K\left(B+\frac{\Delta B}{2}\right)}}\right]. \tag{16}$$

En ce qui concerne les bâtonnets, supposant m = n = 1, les équations (4) et (5) s'écriront :

$$Kb = \frac{x^n}{(a-x)^m},$$

$$x = \frac{a}{1+\frac{1}{Kb}}.$$

L'équation (7) restant la même, l'équation (8) s'écrira :

$$\frac{\Delta B}{b} = \frac{C}{k_2 x^n}$$

et l'équation (9) :

$$\frac{\Delta B}{b} = \frac{C}{k_2 a}\left(1+\frac{1}{Kb}\right),$$

qui peut s'écrire :

$$\frac{\Delta b}{B} = \frac{C}{k_2 a}\left(\frac{b}{B}+\frac{1}{KB}\right). \tag{17}$$

ΔB ne dépendant, d'après l'équation (7), que de l'état stationnaire, et celui-ci étant dans nos mesures constamment déterminé par b en ce qui concerne les bâtonnets, nous trouvons ΔB constant pour les bâtonnets, quel que soit B.

Disparition de l'intervention de la dualité du mécanisme de la vision après adaptation à l'obscurité (fig. 19 *bis*). — Nous avons vu que :

$$(K)_{\text{bâtonnets}} = 2\,000 \qquad (K)_{\text{cônes}} = 2$$

$$\left(\frac{C}{k_2 a}\right)_{\text{bâtonnets}} = \alpha \qquad \left(\frac{C}{k_2 a^2}\right)_{\text{cônes}} = \frac{\alpha}{20}$$

(si on compte les brillances en millilamberts).

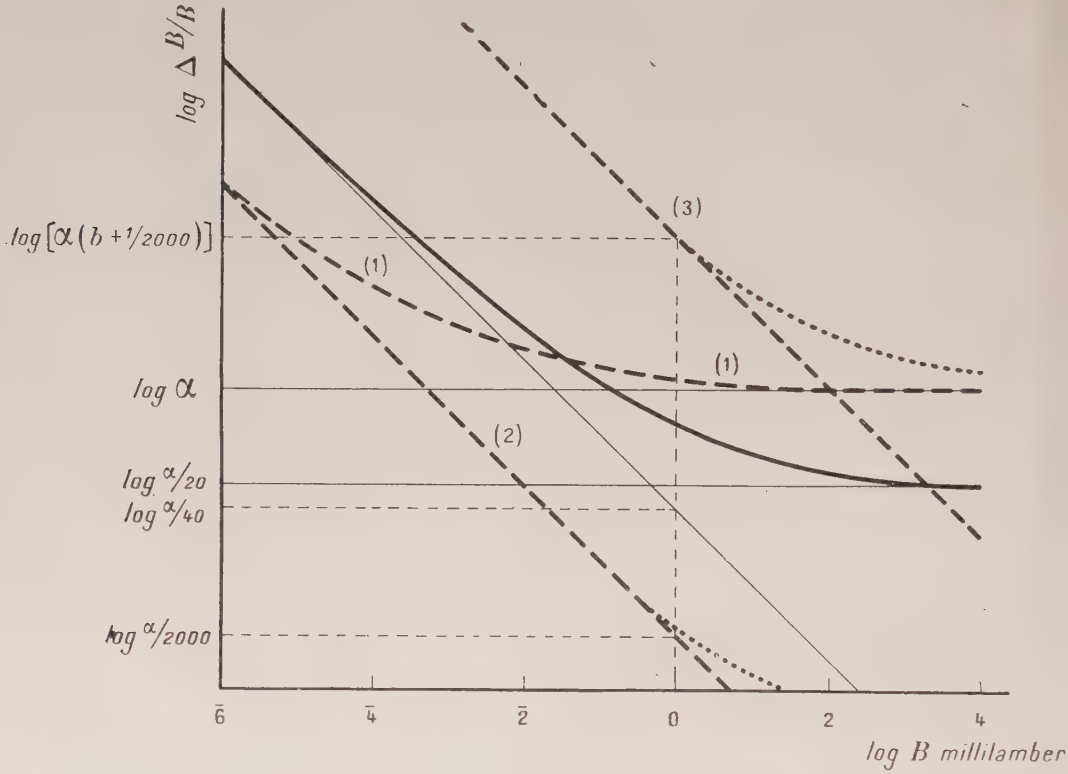


FIG. 19 *bis*. — Explication de la disparition de l'intervention de la dualité du mécanisme de la vision. En trait plein, la courbe relative aux cônes ; en trait discontinu, les courbes théoriques relatives aux bâtonnets : (1) adaptation à B (hypothèse de Hecht, scission) ; (2) adaptation à l'obscurité (bâtonnets plus sensibles que les cônes) ; (3) adaptation à b (cônes plus sensibles que les bâtonnets). En pointillé les courbes expérimentales relatives aux bâtonnets.

Nous pouvons donc mettre les équations (15) et (17) sous la forme :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}} = \frac{\alpha}{20}\left[\sqrt{1 + \frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} + \frac{1}{\sqrt{2B}}\right]^2 \tag{18}$$

et

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}} = \alpha\left(\frac{b}{B} + \frac{1}{2\,000\,B}\right). \tag{19}$$

Considérons le cas d'une préadaptation à l'obscurité : $b = 0$. L'équation (19) s'écrira :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}} = \frac{\alpha}{2\,000\,B}.$$

Même en prenant pour $\left(\frac{\Delta B}{B}\right)$ une valeur plus petite que celle indiquée par l'équation (18), à savoir :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}} \# \frac{\alpha}{20}\left(1 + \frac{1}{\sqrt{2B}}\right)^2 \# \frac{\alpha}{20}\left(1 + \frac{1}{2B}\right),$$

soit enfin :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}} \# \frac{\alpha}{20} + \frac{\alpha}{40\,B}, \tag{20}$$

on voit qu'on a toujours dans ce cas :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}} < \left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}},$$

ce qui signifie qu'après adaptation à l'obscurité seuls les bâtonnets doivent intervenir (en vision périphérique évidemment), et qu'aucune scission ne doit par conséquent apparaître dans la courbe de variation $\log \frac{\Delta B}{B} = f(\log B)$. De plus, d'après (17), les courbes de variation $\log \frac{\Delta B}{B} = f(\log B)$ doivent donc être, en vision périphérique et après adaptation à l'obscurité, des droites inclinées à 45° (pour une même échelle d'abscisses et d'ordonnées).

Si on se reporte à la figure 11, on voit qu'effectivement les courbes de variation sont continues et dépourvues de scission, mais que toutefois au lieu d'être des droites inclinées à 45° elles tendent vers une horizontale lorsque B augmente. Les raisons ne manqueraient pas pour l'expliquer : B étant assez grand, les bâtonnets ne restent pas adaptés à l'obscurité même au bout de 1 minute, l'obscurité n'est jamais totale dans la pièce,la distinction radicale que la théorie photochimique suppose entre le comportement des cônes et celui des bâtonnets est sujet à critique et il paraît probable que si dans l'obscurité les bâtonnets prévalent, les cônes n'en contribuent pas moins en partie à la vision.

L'équation (17) ne constitue qu'une approximation d'autant meilleure que B est plus petit et il ne faudra pas perdre de vue qu'aux fortes brillances $\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}}$ est plus grand que la valeur indiquée par (17), soit par suite d'une adaptation croissante des bâtonnets à la brillance de la source lumineuse, soit par suite d'une intervention des cônes lorsque B augmente. Il n'en reste pas moins exact qu'après adaptation à l'obscurité les bâtonnets prévalent, et qu'aucune scission n'apparaît dans les courbes de variation $\log \frac{\Delta B}{B} = f(\log B)$.

Disparition de l'intervention de la dualité du mécanisme de la vision après adaptation à une brillance b (fig. 19 *bis*). — Dans le cas général d'une préadaptation à une brillance b,on a :

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}} = \alpha\left(\frac{b}{B} + \frac{1}{2\,000\,B}\right), \tag{19}$$

$$\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}} \# \frac{\alpha}{20}\left(1 + \frac{1}{2B}\right). \tag{20}$$

Les bâtonnets interviendront par conséquent si on a :

$$\frac{b}{B} + \frac{1}{2\,000\,B} < \frac{1}{20} + \frac{1}{40\,B},$$

soit approximativement :

$$20\,b < B + 0{,}5,$$

soit enfin, en négligeant 0,5 devant B millilamberts :

$$B > 20\,b.$$

On arrive à un résultat au premier abord paradoxal : les bâtonnets n'interviendraient qu'à une brillance suffisamment élevée. Ceci est dû au fait que (19) admet pour $\log\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}} = f(\log B)$ une droite inclinée à 45°, tandis que d'après (20) $\log\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}}$ tend vers une horizontale lorsque B augmente : pour B suffisamment grand $\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}}$ deviendra forcément inférieur à $\left(\frac{B}{B}\right)_{\text{cônes}}$. Etant donné toutefois ce que nous avons dit ci-dessus à propos du comportement des bâtonnets aux fortes brillances, il est infiniment probable que $\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{bâtonnets}}$ ne devient pas inférieur à $\left(\frac{\Delta B}{B}\right)_{\text{cônes}}$ même lorsque B devient grand, et que par conséquent, après adaptation à une brillance b, seuls les cônes interviendront. Nous avons vu d'ailleurs qu'on obtient expérimentalement des courbes de variation continues, sans trace de scission.

Signalons qu'on aurait pu dire aussi que la brillance B au-dessous de laquelle interviennent les bâtonnets étant telle que $\log B^{\text{millilamberts}} = \bar{2}{,}57$ (vu dans l'exposé de la mise en équation de Hecht), soit, 1 millilambert valant 3,18 bougies/m², telle que $\log B^{\text{bougies/m}^2} = \bar{1}{,}07$, et nos mesures ne portant que sur $\log B^{\text{bougies/m}^2} \geqslant 0{,}5$, les bâtonnets ne peuvent intervenir. Mais ce serait là une explication simpliste ne tenant pas compte de la différence entre nos conditions d'adaptation et celles supposées par Hecht, et laissant supposer que pour B plus faible la scission apparaîtrait, tout au moins pour $\log b^{\text{bougies/m}^2}$ inférieur lui aussi à $\bar{1}{,}57$, ce qui est le cas après adaptation à l'obscurité. Or, nous avons vu ci-dessus que même dans ce cas il n'existe pas de scission, les bâtonnets prévalant

au contraire après adaptation à l'obscurité, étant donné les conditions d'adaptation dans nos mesures.

Augmentation de la sensibilité différentielle en vision périphérique après adaptation à l'obscurité. — La substitution après adaptation à l'obscurité d'un fonctionnement des bâtonnets à celui des cônes constituerait une explication fort satisfaisante de l'augmentation de la sensibilité différentielle en vision périphérique après adaptation à l'obscurité (augmentation déjà signalée par Kravkov [9]). Il serait en effet difficile de l'attribuer à une adaptation des cônes, ceux-ci étant toujours adaptés à $B + \frac{\Delta B}{2}$ quelle que soit leur préadaptation.

La figure 12 montre d'ailleurs que l'augmentation de sensibilité périphérique a une amplitude maximum pour $10^o < \alpha < 20^o$. Or, nous avons vu que pour l' « œil histologique étalon » la densité des bâtonnets est maximum pour $\alpha = 18^o$.

Remarquons en passant qu'un rapprochement avec nos connaissances sur la constitution de la rétine peut expliquer un autre résultat expérimental. Nous avons vu, pour l'observateur J. L., après adaptation à la lumière (fig. 7), que pour un même $\log B$, $\log \Delta B/B$ est indépendant de α pour $\alpha > 10^o$. Or nous avons vu par ailleurs qu'au delà de 10^o la densité des cônes est constante dans la rétine. Nous avions remarqué aussi (fig. 12) qu'après adaptation à l'obscurité (qui ferait intervenir non plus les cônes mais les bâtonnets) cette constance disparaît, sauf pour les fortes brillances (ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer plus haut il est vraisemblable que dans ce cas les cônes interviennent à nouveau).

Signalons enfin que pour l'observateur A. I. la densité des cônes semblerait diminuer encore au delà de $\alpha = 10^o$.

C. — Influence de la localisation rétinienne. Inclinaison des courbes $\log \Delta B/B = f(\log B)$ respectivement en vision périphérique et en vision fovéale.

Influence de la localisation rétinienne. — Nous avons vu qu'il découlait de la mise en équation de Hecht qu'une variation de l'angle de visée α déplaçait simplement les courbes $\log \Delta B/B = f(\log B)$ parallèlement à l'axe des ordonnées.

Toutefois, étant données nos conditions d'adaptation, on a vu que l'équation de discrimination des cônes s'écrivait non plus

$$\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2 a^2}\left(1 + \frac{1}{\sqrt{KB}}\right)^2, \qquad (10)$$

mais :

$$\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2 a^2}\left[\sqrt{1 + \frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} + \frac{1}{\sqrt{KB}}\right]^2, \qquad (15)$$

loi plus compliquée, n'impliquant plus le parallélisme des courbes $\log \Delta B/B = f(\log B)$ obtenues pour divers angles.

On sait qu'à mesure qu'on s'éloigne du centre de la rétine $\Delta B/B$ augmente (a, concentration de substance photosensible, est vraisemblablement plus grand au centre, là où la densité des cônes est la plus forte ; C varie peut-être aussi). Mais par suite de la présence au second membre du terme en $\Delta B/B$, on voit que $\Delta B/B$ augmentera avec α d'autant plus qu'il sera lui-même grand, c'est-à-dire d'autant plus que B sera petit. C'est bien ce que l'on voit sur nos courbes : elles sont d'autant plus éloignées les unes des autres que B est petit.

Cônes de la fovéa et cônes de la périphérie. — Nous avons observé sur la figure 7 que pour $\alpha > 5^{o}$ la courbe représentative est approximativement 2 fois plus inclinée que pour $\alpha < 5^{o}$.

Il est tentant de faire un rapprochement avec les deux équations de discrimination des cônes établies par Hecht [équations (10) et (11)], la seconde étant d'ailleurs rejetée à juste titre par cet auteur :

$$\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2 a^2}\left(1 + \frac{1}{\sqrt{KB}}\right)^2. \tag{10}$$

$$\frac{\Delta B}{B} = \frac{C}{k_2 a}\left(1 + \frac{1}{\sqrt{KB}}\right). \tag{11}$$

uivant la première équation, $\log \Delta B/B$ varie, pour B petit, comme $\log \frac{1}{KB}$ (droite inclinée à 45°, pour une même échelle d'abscisses et d'ordonnées). Suivant la seconde, $\log \frac{\Delta B}{B}$ varie, pour B petit, comme $\log \frac{1}{\sqrt{KB}}$, c'est-à-dire comme $\frac{1}{2} \log \frac{1}{KB}$ (droite 2 fois moins inclinée).

Une telle explication ne peut toutefois convenir, l'équation (11) devant être rejetée pour les raisons que l'on a vues. De plus, cela signifierait que le critérium de discrimination des brillances valable pour les cônes de la périphérie ne le serait plus pour ceux de la fovéa, ce qui est peu compréhensible. Nous allons voir néanmoins que la formulation de Byram peut fournir une explication faisant intervenir les équations (10) et (11), et assez satisfaisante.

Mise en équation de la discrimination des brillances d'après J. M. Byram [1]. — Nous avons vu à la fin du chapitre I la formulation que Byram donne de la théorie photochimique. Lorsqu'il l'applique au problème de discrimination des brillances, il fait intervenir ce que nous avions appelé deuxième réaction, celle qui produit par l'énergie dégagée, l'impulsion nerveuse. Nous avons vu que la vitesse de production de cette énergie était, selon Byram :

$$\left(\frac{dE}{dt}\right)_B = ck_1 B(a - x)^m. \tag{21}$$

Pour une brillance $B + \Delta B$, cette vitesse deviendrait :

$$\left(\frac{dE}{dt}\right)_{B+\Delta B} = ck_1 (B + \Delta B) (a - x)^m. \tag{22}$$

L'accroissement de vitesse de production d'énergie est donc :

$$\left(\frac{dE}{dt}\right)_{\Delta B} = \left(\frac{dE}{dt}\right)_{B+\Delta B} - \left(\frac{dE}{dt}\right)_B = ck_1 \Delta B (a - x)^m.$$

Selon Byram l'accroissement de brillance B sera perceptible si l'accroissement de vitesse de production d'énergie correspondant vérifie la relation :

$$\left(\frac{dE}{dt}\right)_{\Delta B} = ck_1 (a - x)^m = C_1 C_2 \sqrt{\left(\frac{dE}{dt}\right)_B + \left(\frac{dE}{dt}\right)_{B+\Delta B}} \tag{23}$$

où C_1 et C_2 sont des constantes. Byram dit avoir déduit ce critérium de discrimination de considérations quantiques qui feront prochainement le sujet d'une de ses publications.

De plus, selon Byram, l'état stationnaire est défini non pas par B, mais par $B + \Delta B/2$, l'œil se fixant alternativement sur les plages de brillances B et $B + \Delta B$ (l'état stationnaire serait donc le même pour les discriminations de brillances simultanée et successive) (1).

L'équation d'état stationnaire s'écrira donc, de même que dans notre cas :

$$K\left(B + \frac{\Delta B}{2}\right) = \frac{x^n}{(a - x)^m}. \tag{12}$$

Eliminant $(a - x)^m$ entre cette équation et les équations (21), (22) et (23), on obtient respectivement :

$$\left(\frac{dE}{dt}\right)_B = ck_2 \frac{B}{B + \frac{\Delta B}{2}} x^n,$$

$$\left(\frac{dE}{dt}\right)_{B+\Delta B} = ck_2 \frac{B + \Delta B}{B + \frac{\Delta B}{2}} x^n$$

(1) On peut être tenté de dire qu'une telle définition de l'état stationnaire doit entraîner pour la sensibilité différentielle simultanée une absence de parallélisme des diverses courbes $\log \frac{\Delta B}{B} = f(\log B)$ obtenues pour divers α, de même que dans notre cas, d'après l'équation (15) ; or Hecht a observé leur parallélisme, par conséquent il a eu raison de supposer l'état stationnaire défini par B. En fait, il n'y a pas contradiction. Les résultats expérimentaux sur lesquels s'appuie Hecht sont relatifs à des sources lumineuses étendues ; pour de telles sources ΔB est généralement négligeable devant B, et par conséquent l'équation (15) devient très approximativement équivalente à l'équation (10) : les courbes obtenues pour divers α sont parallèles même si l'état stationnaire est défini par $B + \frac{\Delta B}{2}$ et non par B.

et

$$ck_2 \frac{\Delta B}{B + \frac{\Delta B}{2}} x^n = C_1 + C_2 \sqrt{\left(\frac{dE}{dt}\right)_B + \left(\frac{dE}{dt}\right)_{B+\Delta B}}$$

$$= C_1 + C_2 \sqrt{ck_2 \frac{2B + \Delta B}{B + \Delta B/2} x^n}$$

$$= C_1 + C_2 \sqrt{2Ck_2}\, x^{n/2}.$$

On a donc :

$$(24) \qquad \frac{\frac{\Delta B}{B}}{1 + \frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} = \frac{C_1}{ck_2}\frac{1}{x^n} + \frac{C_2}{\sqrt{\frac{ck_2}{2}}}\frac{1}{x^{n/2}}.$$

On sait que pour m = n = 2 l'équation (12) donne :

$$x = \frac{a}{\left[1 + \frac{1}{\sqrt{K\left(B + \frac{\Delta B}{2}\right)}}\right]^2},$$

d'où, en remplaçant dans l'équation (24), on a finalement :

$$(25) \qquad \frac{\frac{\Delta B}{B}}{1 + \frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} = \frac{C_1}{ck_2 a^2}\left[1 + \frac{1}{\sqrt{K\left(B + \frac{\Delta B}{2}\right)}}\right]^2 +$$

$$+ \frac{C_2}{\sqrt{\frac{ck_2}{2}}\, a}\left[1 + \frac{1}{\sqrt{K\left(B + \frac{\Delta B}{2}\right)}}\right].$$

Le premier terme du second membre nous fait retrouver l'équation (14), c'est-à-dire l'équation (10) de Hecht avec état stationnaire corrigé (défini par $B + \frac{\Delta B}{2}$ et non B). Le deuxième terme nous fait retrouver l'équation (16), c'est-à-dire l'équation (11) de Hecht avec état stationnaire corrigé (Remarquons toutefois que ceci a lieu uniquement pour n = 2, car dans ce cas $\frac{n}{2}$ et n — 1 ont la même valeur).

La formulation de Byram montrerait donc que l'équation de discrimination des brillances est en fait une combinaison des équations (10) et (11). On pourrait supposer que dans la fovéa, où les cônes sont très nombreux, a (concentration de substance photosensible) est grand, et que c'est probablement le second terme qui prévaut, tout au moins tant que B n'est pas trop petit [auquel cas x devient très petit, et c'est le premier terme qui l'emporte, ainsi que le montre l'équation

(24)]. A la périphérie par contre, où les cônes sont de 15 à 30 fois moins nombreux, on peut supposer que a est beaucoup plus petit, et que c'est le premier terme qui prévaut, tout au moins tant que B n'est pas trop grand [auquel cas c'est le deuxième terme qui l'emporte d'après l'équation (24)]. Ceci expliquerait fort bien, pour les brillances moyennes, ce que nous avons dit plus haut à propos de l'inclinaison respective des courbes correspondant à $\alpha < 5^o$ et $\alpha > 5^o$.

D. — Absence d'influence de la brillance de préadaptation.

Résultats expérimentaux de Wright, et leur explication par Hecht [6]. — Wright trouve que :

1) lorsqu'on fait décroître la brillance de préadaptation b de 40 000 photons à 1 000 photons (1) (soit approximativement, en admettant un diamètre pupillaire de 4 mm, de $\log b^{\text{bougies/m}^2} = 3{,}5$ à $\log b^{\text{bougies/m}^2} = 1{,}91$), la fraction $\Delta B/B$ reste très sensiblement constante pour B fixe;

2) lorsqu'on fait varier B entre 50 et 550 photons (soit approximativement entre 1,26 millilamberts et 13,9 millilamberts, ou encore 4 bougies/m² et 44 bougies/m²), après une adaptation préalable à 10 000 photons (soit $\log b^{\text{bougies/m}^2} = 2{,}9$), la fraction $\Delta B/B$ reste constante.

Hecht donna de ces résultats une explication qui revient à ce qui suit. Si on se reporte à la figure 2, publiée par Hecht, on remarque que $\Delta B/B$ devient sensiblement constant lorsque l'œil est préadapté à une brillance B (rappelons que Hecht suppose l'œil adapté à B au moment de la mesure de ΔB) supérieure à 1 millilambert (soit $\log B^{\text{bougies/m}^2} > 0{,}5$). Supposons que dans les mesures de Wright l'œil reste adapté à la brillance de préadaptation b. Dès lors ΔB ne dépend plus que de b. Celui-ci étant élevé et toujours tel que $\log b^{\text{bougies/m}^2} > 0{,}5$, ΔB sera constant quel que soit b. Donc à B constant, $\Delta B/B$ sera constant quel que soit b (premier résultat de Wright).

L'état stationnaire de l'œil étant déterminé par la brillance de préadaptation, la concentration x des produits de dégénération sera fixé par b. Or on sait que (8) $\dfrac{\Delta B}{B} = \dfrac{c}{k_1 x^n}$; $\Delta B/B$ sera donc constant pour x donné, c'est-à-dire pour b donné (deuxième résultat de Wright).

Critique de l'explication donnée par Hecht. — L'équation (8) ne s'applique plus lorsque l'état stationnaire est défini par b et non par B. Nous avons vu au début de ce chapitre, à propos du comportement des bâtonnets dans nos mesures, que dans ce cas, on a :

$$\frac{\Delta B}{b} = \frac{C}{k_2 x^n}$$

et que c'est ΔB et non $\Delta B/B$ qui est indépendant de B.

(1) Nous avons rappelé la définition du photon à la fin du chapitre II.

Par ailleurs, il est difficile d'admettre que les cônes restent adaptés à la brillance de préadaptation b, leur vitesse d'adaptation étant très grande, ainsi que nous l'avons vu.

Enfin, dans nos propres mesures, $\log b$ varie entre 3,75 et 1,75, alors que la constance de $\Delta B/B$ aux fortes brillances n'est pas atteinte même pour $\log B = 3{,}5$.

Explication de nos résultats, et de ceux de Wright. — Contrairement à Hecht supposons, ainsi que nous l'avons déjà fait, les cônes adaptés à la brillance de mesure et non à celle de préadaptation. Ainsi que nous l'avons vu dans le calcul de $\Delta B/B$, cette dernière n'intervient pas dans le résultat. Ceci nous explique l'absence d'influence de la brillance de préadaptation trouvée par Wright et par nous-même.

Reste à expliquer le deuxième résultat de Wright, qui ne se présente d'ailleurs pas dans nos mesures (même pour $\log b^{\text{bougies/m}^2} = 3{,}75$, $\Delta B/B$ varie largement avec B). Les mesures de Wright ont porté sur B compris entre 1,26 millilambert et 13,9 millilamberts : si on se reporte à la figure 2, on voit que $\Delta B/B$ est déjà sensiblement constant entre ces limites (surtout dans les mesures de Lowry).

Signalons enfin qu'on pourrait expliquer par une adaptation incomplète des cônes l'augmentation de $\Delta B/B$ aux faibles brillances après adaptation à une brillance b très élevée (observée pour l'observateur A. I.; pour $\log b^{\text{bougies/m}^2} = 3{,}75$). Si en effet les cônes, au lieu de s'adapter à la brillance $B + \Delta B/2$, restent adaptés à une brillance légèrement supérieure, tout se passe, à B constant, comme si ΔB augmentait : on trouve un $\Delta B/B$ trop grand. Le phénomène ne se produit plus lorsque B augmente ou lorsque b diminue, l'amplitude de l'adaptation que doivent réaliser les cônes diminuant dans ce cas.

E. — Influence de la fréquence de papillotement.

Mise en équation de la fréquence critique de fusion, d'après la théorie photochimique de Hecht. — Nous ne parlerons pas des deux premières formulations de Hecht [4] [7], toutes deux peu satisfaisantes d'après l'auteur lui-même. Nous avons vu au chapitre I que Hecht a finalement introduit une seconde réaction, transformant les produits de dégénération de la substance photosensible en produits excitateurs du nerf optique, et qu'il a posé la vitesse de cette réaction obscure secondaire égale à

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\text{secondaire}} = k_3 x \quad , \tag{26}$$

sans en tenir compte, ainsi que nous l'avons fait remarquer, dans l'expression de la vitesse de la première réaction d'équilibre. [Il faudrait, d'ailleurs, en toute rigueur, poser : $\left(\frac{dx}{dt}\right)_{\text{secondaire}} = - k_3 x$, et par conséquent ci-dessous (équation 28) $x = - c'$. Nous conserverons néanmoins la notation de Hecht, celle-ci n'affectant en rien les résultats].

La brillance de la source étant alternativement zéro et B, l'œil s'adapte à une brillance moyenne $B/2$. On a donc pour l'état stationnaire, d'après l'équation (4) :

$$KB = \frac{2\,x^n}{(a-x)^m}. \tag{27}$$

Considérons à présent l'équation (26) : $\left(\frac{\Delta x}{\Delta t}\right)_{\text{secondaire}} = k_3 x$. Hecht admet que le papillotement disparaît « si le changement Δx en concentration dans le temps obscur Δt est juste trop petit pour causer la modification physiologique correspondant à un changement dans la sensation de clarté » :

$$\Delta x = c'. \tag{28}$$

Des équations (26) et (28) on déduit :

$$k_3 x\,\Delta t = c'. \tag{29}$$

Si on appelle f la fréquence critique de fusion (nombre de cycles de lumière ou d'obscurité par seconde), on a :

$$f = \frac{1}{2\Delta t}.$$

L'équation (29) s'écrit donc finalement :

$$f = \frac{k_3}{2c'}\,x. \tag{30}$$

La fréquence critique de fusion est directement proportionnelle à la concentration x, telle qu'elle figure dans l'équation (27). En remplaçant dans (30) x par sa valeur en fonction de B, on obtient la loi de variation de f, en fonction de B.

Pour $m = n = 1$ l'équation (27) s'écrit $KB\,(a - x) = 2\,x$,

d'où :

$$x = \frac{kBa}{2 + KB} = \frac{a}{1 + \frac{2}{kB}}$$

et en remplaçant dans l'équation (30) on a :

$$f = \frac{k_3 a}{2\,c'}\,\frac{1}{1 + \frac{2}{KB}}.$$

Pour $m = n = 2$ l'équation (27) s'écrit :

$$KB\,(a^2 + x^2 - 2\,ax) = 2\,x^2.$$

ou

$$(KB - 2)\,x^2 - 2\,KBax + KBa^2 = 0,$$

d'où :

$$x = \frac{a\,(KB \pm \sqrt{2KB})}{KB - 2} = \frac{a\sqrt{KB}}{\sqrt{KB} \mp \sqrt{2}} = \frac{a}{1 + \dfrac{\sqrt{2}}{\sqrt{KB}}} \tag{31}$$

et, en remplaçant dans l'équation (30) :

$$f = \frac{k_3 a}{2\,c'} \cdot \frac{1}{1 + \dfrac{\sqrt{2}}{\sqrt{KB}}} \cdot \tag{32}$$

La figure 20 donne les courbes de variation de log x (c'est-à-dire de log f à une constante près) en fonction de log KB, pour diverses valeurs de m et de n, telles qu'elles sont publiées par Hecht. Les coordonnées logarithmiques rendent la forme de la courbe indépendante des constantes.

Hecht trouve un parfait accord avec les résultats expérimentaux.

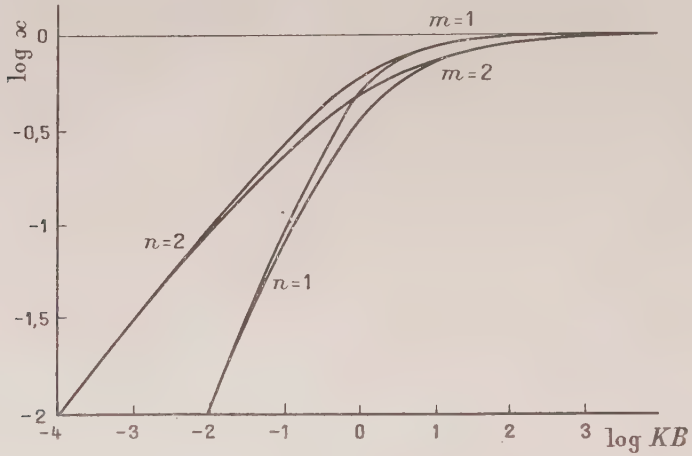


Fig. 20. — Influence des coefficients m et n sur la loi de variation de la fréquence critique de fusion en fonction de B.

Critériums de discrimination des brillances dans la méthode du papillotement, inspirés de la formulation de Hecht. — I) *A fréquence faible* on peut supposer que le critérium est le même que pour la sensibilité différentielle simultanée :

$$\left(\frac{dx}{dt}\right)_{B+\Delta B} - \left(\frac{dx}{dt}\right)_{B} = c.$$

Nous avons déjà étudié ce cas, et vu que pour m = n = 2, on avait, dans nos conditions d'adaptation :

$$\frac{\dfrac{\Delta B}{B}}{1 + \dfrac{1}{2}\dfrac{\Delta B}{B}} = \frac{c}{k_2 a^2}\left[1 + \frac{1}{\sqrt{K\left(B + \dfrac{\Delta B}{2}\right)}}\right]^2. \tag{14}$$

II) *A fréquence élevée* ce critérium ne conviendra vraisemblablement plus, et le critérium adéquat sera probablement analogue à celui que nous avons vu à propos de la fréquence critique de fusion :

$$\Delta x = c'.$$

Seulement dans notre cas, au lieu d'avoir une période de brillance nulle et une de brillance B, on a une période de brillance B et une de brillance $B + \Delta B$. Ce qui interviendra sera donc non plus le Δx formé durant la période éclairée, mais la différence des Δx formés durant les périodes B et $B + \Delta B$. Le critérium deviendra donc :

$$(\Delta x)_{B+\Delta B} - (\Delta x)_B = c'. \tag{33}$$

De plus, l'état stationnaire sera défini non plus par $B/2$, comme pour la fréquence critique de fusion, mais pas $B + \frac{\Delta B}{2}$.

Mise en équation de la discrimination des brillances par la méthode du papillotement à fréquence élevée, inspirée de la formulation de Hecht.— D'après l'équation (26) on a :

$$\Delta x = k_3 x \Delta t.$$

La variation de Δx entre les périodes B et $B + \Delta B$ sera donc égale à $k_3 \Delta t$ fois la variation de x entre ces périodes. Durant la période B il se forme, d'après l'équation (3) :

$$(\mathrm{d}x)_B = [k_1 B\ (a - x)^m - k_2 x^n]\ \Delta t$$

et durant la période $B + \Delta B$:

$$(\mathrm{d}x)_{B+\Delta B} = [k_1 (B + \Delta B)\ (a - x)^m - k_2 x^n]\ \Delta t.$$

Il se forme donc durant la période $B + \Delta B$, $k_1 \Delta B\,(a - x)^m\ \Delta t$ de substance x de plus que durant la période B. La variation de x entre les deux périodes est donc $k_1 \Delta B\ (a - x)^m\ \Delta t$, et la variation de Δx entre ces mêmes périodes sera $k_3 \Delta t$ fois plus grande, c'est-à-dire $(\Delta x)_{B+\Delta B} - (\Delta x)_B = k_1 k_3 \Delta B\ (a - x)^m \Delta t$. Le critérium (33), analogue au critérium de fréquence critique de fusion posé par Hecht, s'écrira donc :

$$(\Delta x)_{B+\Delta B} - (\Delta x)_B = k_1 k_3 \Delta B\ (a - x)^m\ \Delta t^2 = c'. \tag{34}$$

Si l'on compare l'équation (34) à l'équation (7), on voit que tout se passe comme si à fréquence élevée il fallait remplacer C par $\frac{c'}{k_3 \Delta t^2}$, soit $\frac{4c'f^2}{k_3}$. Pour obtenir l'équation relative au papillotement à fréquence élevée, il suffira donc de remplacer C par $\frac{4c'f^2}{k_3}$ dans les équations (14) et (15) (l'état stationnaire étant défini dans les deux cas par $B + \frac{\Delta B}{2}$).

On obtient ainsi finalement :

$$\frac{\frac{\Delta B}{B}}{1+\frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} = \frac{4\,c' f^2}{k_2 k_3 a^2}\left[1+\frac{1}{\sqrt{K\left(B+\frac{\Delta B}{2}\right)}}\right]^2.$$

Comparaison de la théorie avec les résultats expérimentaux. — En résumé on a (pour les cônes, qui seuls nous intéressent) à fréquence faible :

$$\frac{\frac{\Delta B}{B}}{1+\frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} = \frac{c}{k_2 a^2}\left[1+\frac{1}{\sqrt{K\left(B+\frac{\Delta B}{2}\right)}}\right]^2 \tag{14}$$

et à fréquence élevée :

$$\frac{\frac{\Delta B}{B}}{1+\frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} = \frac{4\,c' f^2}{k_2 k_3 a^2}\left[1+\frac{1}{\sqrt{K\left(B+\frac{\Delta B}{2}\right)}}\right]^2, \tag{35}$$

ou

$$\frac{\Delta B}{B} = \frac{4\,c' f^2}{k_2 k_3 a^2}\left[\sqrt{1+\frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}}+\frac{1}{\sqrt{KB}}\right]^2. \tag{36}$$

Si la théorie est exacte, $\frac{\Delta B}{B}$ doit être indépendant de f à faible fréquence, et croître plus rapidement que f^2 (plus f est grand, plus le terme en $\frac{\Delta B}{B}$ venant majorer le second membre de l'équation 36 est lui-même grand) à fréquence élevée. D'après ce que nous avons dit ci-dessus, on peut admettre que la fréquence intervient pour :

$$\frac{4\,c' f^2}{k_3} > c, \quad \text{soit} \quad f^2 > \frac{c k_3}{4\,c'}.$$

Si on se reporte aux figures 13 et 14, on voit que l'expérience vérifie d'une façon très satisfaisante la théorie, tout au moins après adaptation à l'obscurité : pour f inférieur à 2 ou à 3, $\Delta B/B$ est indépendant de f, tandis que pour des fréquences plus éle vées $\Delta B/B$ croît comme f^2, ou même plus rapidement.

Néanmoins, après adaptation à la lumière, la « fréquence de transition » $f_t = \frac{1}{2}\sqrt{\frac{c k_3}{c'}}$ est plus grande qu'après adaptation à l'obscurité, et $\Delta B\,B$ croît moins vite que f^2. Ce sont ces deux faits qui font qu'à fréquence élevée, et d'autant plus qu'elle est plus élevée, la fovéa est plus sensible après adaptation à la lumière qu'après adaptation à l'obscurité. Nous verrons ci-dessous s'il est possible de trou-

ver une explication de ce fait dans le cadre de la théorie photochimique du mécanisme de la vision.

F. — Accroissement de la sensibilité fovéale au papillotement rapide après adaptation de la rétine a la lumière.

Résultats expérimentaux de Lythgoe et Tansley [14] *concernant la fréquence critique de fusion.* — Dans une première série d'expériences, l'observateur étant préalablement adapté durant un quart d'heure à une brillance voisine de 25 bougies/m², Lythgoe et Tansley faisaient l'obscurité et mesuraient en fonction du temps la fréquence critique de fusion pour diverses localisations rétiniennes et une brillance de la source (d'un diamètre angulaire de 1°) variant entre 23 bougies/m² et 0,001 bougies/m² approximativement. Ils trouvèrent que :

1) en vision fovéale la fréquence critique de fusion diminue durant l'adaptation à l'obscurité, le minimum étant atteint au bout de 10 à 30 minutes ;

2) en vision périphérique la fréquence critique de fusion diminue si la brillance de la source est de 23 bougies/m², augmente si elle est de 0,001 bougies/m², diminue d'abord puis augmente pour les brillances intermédiaires (0,86 bougies/m² et 0,068 bougies/m²) ;

3) en lumière rouge la fréquence critique de fusion diminue durant l'adaptation à l'obscurité quelle que soit la localisation rétinienne.

Dans une deuxième série d'expériences, l'observateur étant préalablement adapté durant 5 minutes à l'obscurité, Lythgoe et Tansley éclairaient la pièce (brillance des murs égale à 25 bougies/m² environ) et mesuraient en fonction du temps la fréquence critique de fusion pour diverses localisation rétiniennes et une brillance de la source approximativement égale à 23 bougies/m². Ils trouvèrent que la fréquence critique de fusion augmente durant l'adaptation à la lumière quelle que soit la localisation rétinienne, le maximum étant atteint au bout de 5 à 10 minutes.

Attribuant aux cônes la vision fovéale, la vision périphérique sous fortes brillances, et la vision en lumière rouge, et aux bâtonnets la vision périphérique sous brillance très faible, Lythgoe et Tansley déduisirent de ces expériences que la sensibilité des cônes au papillotement diminue dans l'obscurité, tandis que celle des bâtonnets augmente.

Leur comparaison avec les nôtres. — Nous avons étudié non pas la fréquence critique de fusion, mais la discrimination des brillances par papillotement rapide. On a vu néanmoins plus haut que les deux problèmes sont assez analogues (la différence est que dans les mesures de Lythgoe et Tansley la brillance de la source est alternativement zéro et B, tandis que dans les nôtres elle est alternativement B et $B + \Delta B$). Nos résultats expérimentaux doivent donc confirmer ceux de Lythgoe et Tansley.

Nous trouvons, en effet, que la sensibilité fovéale au papillotement rapide est moindre après adaptation à l'obscurité qu'après adaptation à la lumière. Notre étude de l'influence de la fréquence de papillotement ayant été faite en vision directe, le phénomène doit être indubitablement attribué aux cônes.

Mais en ce qui concerne les bâtonnets, nous serons plus réservé que Lythgoe et Tansley. Ainsi que nous l'avons vu à propos de la première série d'expériences de ces auteurs, l'observateur était préalablement adapté à une brillance voisine de 25 bougies/m². Il nous semble qu'après adaptation à une telle brillance, seuls les cônes interviennent durant un certain laps de temps, même en vision périphérique sous faible brillance. Au fur et à mesure que l'œil s'adaptera à l'obscurité, les bâtonnets interviendront et la fréquence critique de fusion augmentera. Nous dirons donc non pas que les bâtonnets sont plus sensibles à l'obscurité qu'à la lumière, mais qu'en vision périphérique sous faible brillance les bâtonnets remplacent les cônes après adaptation à l'obscurité.

Probabilité d'une influence de la périphérie de la rétine sur la fovéa. — On se souvient que Hecht avait trouvé [équation (30)] que la fréquence critique de fusion était proportionnelle à la concentration des produits de dégénération de la substance photosensible :

$$f = \frac{k_3}{2\,c'}\,x. \qquad (30)$$

Signalant les travaux de Lythgoe et Tansley, Hecht [4] explique fort simplement l'augmentation de sensibilité fovéale après adaptation à la lumière en disant que l'œil étant éclairé, x augmente, donc f aussi.

Ceci nous semble peu satisfaisant. x en effet est fonction de l'état d'adaptation des cônes au point considéré de la rétine à l'instant de la mesure. Cet état d'adaptation est défini, étant donné la rapidité d'adaptation des cônes, uniquement par la brillance de la source, puisque aussi bien chez Lythgoe et Tansley que chez nous l'appareillage expérimental était installé en sorte que la brillance de préadaptation ne vienne pas s'additionner à celle de la source. Si d'ailleurs dans les mesures de Lythgoe et Tansley la brillance de préadaptation (25 bougies m²) est du même ordre que celle de la source (23 bougies/m²), dans les nôtres elle est négligeable ($\log b = 1{,}75$, alors que $\log B$ atteint 3,5) et ne peut par conséquent influer en aucune façon sur x.

Par ailleurs, la raison fournie par Hecht n'expliquerait pas pourquoi après adaptation à la lumière $\Delta B/B$ croît moins rapidement avec f qu'après adaptation à l'obscurité, ainsi que nos expériences l'ont montré.

Il nous semble que le phénomène n'est pas local, mais dû à l'éclairement de l'ensemble de la rétine. La sensibilité fovéale paraît être favorisée par un éclairement de la périphérie.

Probabilité d'une modification de nature photochimique. — J. F. Schouten, dans son étude de la composante inhibitive de l'éblouissement [16], s'appuyant sur

les délais d'apparition et de disparition de l'influence de la périphérie, suppose que celle-ci peut avoir deux mécanismes : un mécanisme immédiat de nature nerveuse, et un mécanisme lent, provoqué vraisemblablement par des changements de nature photochimique dans la rétine. C'est probablement ce dernier mécanisme qui intervient dans notre cas. Nous avons vu à propos des expériences de Lythgoe et Tansley que la diminution de sensibilité fovéale après extinction de la lumière n'atteignait son maximum qu'au bout de 10 à 30 minutes ; nous avons nous-même fait l'expérience, mesurant la fraction $\Delta I/I$ après adaptation à une brillance voisine de 0,6 bougies/m², faisant ensuite l'obscurité, et mesurant $\Delta I/I$ (I, f et α restant évidemment constants) en fonction du temps. La figure 21 représente les résultats obtenus par les observateurs J. L. et J. C. (en vision directe, avec source ponctuelle blanche, pour $\log I = \overline{6},5$ et $f = 8$). La diminution de sensibilité fovéale après extinction atteint son maximum au bout de 12 minutes pour J. L. et 8 minutes pour J. C.

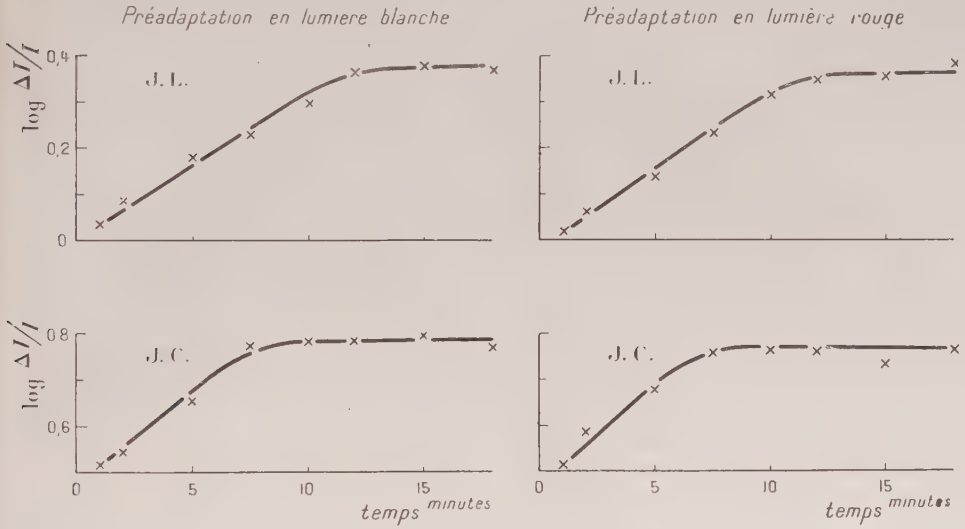


Fig. 21 et 22. — Diminution de la sensibilité différentielle en vision directe après extinction de la plage lumineuse de préadaptation. — $\delta = 50''$. $f = 8$. $\log I$ (bougies) $= 6,5$.

La figure 22 traduit la même expérience après adaptation en lumière rouge (de brillance grossièrement égale à 0,6 bougies/m²). Cette couleur n'affectant pas les bâtonnets, nous avons fait cet essai afin de tenter de préciser les parts respectives des cônes et des bâtonnets de la périphérie dans l'effet d'influence de celle-ci sur la fovéa. On voit que le phénomène est très sensiblement le même après adaptation en lumière rouge qu'après adaptation en lumière blanche : le moins que l'on puisse dire, c'est que le rôle des cônes est primordial.

Quoi qu'il en soit, le phénomène est assez lent, et semble lié aux phénomènes photochimiques.

La théorie photochimique du mécanisme de la vision, telle qu'elle est formulée par Hecht, ne peut toutefois fournir d'explication. Nous avons montré plus haut qu'elle conduisait à une croissance de $\Delta B/B$ proportionnelle à f^2, et il est difficile de concevoir pourquoi après adaptation à la lumière cette croissance devient moins rapide.

Voyons si la formulation de Byram peut apporter des éclaircissements. Son application à la fréquence critique de fusion est de toute façon intéressante à étudier, étant donné que les formulations de Hecht et de Byram fournissent des expressions différentes pour la vitesse de la deuxième réaction du mécanisme de la vision ; or l'équation posée par Hecht mène à un résultat s'accordant avec les résultats expérimentaux concernant la fréquence critique de fusion ; il faut donc voir si la formulation de Byram, plus explicite mais différente, peut expliquer ces mêmes résultats.

Mise en équation de la fréquence critique de fusion inspirée de la formulation de Byram. — Considérons la vitesse de production d'énergie excitatrice :

$$\frac{dE}{dt} = ck_1B\ (a - x)^m.$$

Durant une période Δt obscure la quantité d'énergie produite sera :

$$(\Delta E)_0 = 0$$

et durant une période éclairée la quantité d'énergie produite sera :

$$(\Delta E)_B = ck_1B\ (a - x)^m\ \Delta t.$$

Nous allons montrer qu'en admettant que le papillotement est juste perceptible lorsqu'on a la relation :

$$[(\Delta E)_B - (\Delta E)_0]\ \Delta t = [(\Delta E)_B]\ \Delta t = c_1' + c'\sqrt{[(\Delta E)_0 + (\Delta E)_B]\ \Delta t}$$

(analogue au critérium de discrimination des brillances introduit par Byram), on peut retrouver entre autres le résultat de Hecht.

Remplaçant Δt par $\frac{1}{2f}$ on peut écrire :

$$\frac{ck_1B\ (a - x)^m}{4f^2} = c_1' + c'\sqrt{\frac{ck_1B\ (a - x)^m}{4f^2}}.$$

Remplaçant $(a - x)^m$ par sa valeur tirée de l'équation d'état stationnaire (27), on obtient :

$$\frac{ck_2x^n}{2f^2} = c' + c_2'\sqrt{\frac{ck_2x^n}{2f^2}}.$$

soit :

$$\frac{1}{f^2} = \frac{2c_1'}{ck_2}\frac{1}{x^n} + \frac{c_2'}{\sqrt{\frac{ck_2}{2}}\ f}\frac{1}{x^{n/2}}. \qquad (37)$$

Si on se limite au premier terme et si on fait $n = 2$, on trouve comme Hecht (f proportionnel à x).

Nous avons vu que pour m = n = 2, l'équation (27) donne :

$$x = \frac{a}{1 + \frac{\sqrt{2}}{\sqrt{KB}}}. \tag{31}$$

Remplaçant dans l'équation (37), on a finalement :

$$\frac{1}{f^2} = \frac{2\,c'_1}{ck_2a^2}\left[1 + \frac{\sqrt{2}}{\sqrt{KB}}\right]^2 + \frac{c'_2}{\sqrt{\frac{ck_2}{2}}\,af}\left[1 + \frac{\sqrt{2}}{\sqrt{KB}}\right].$$

Si on se limite au premier terme, on retrouve l'équation (32) de Hecht. Rappelons que ceci ne se produit que parce que n = 2. Quoi qu'il en soit, nous voyons que la formulation et le genre de critérium de Byram peuvent expliquer les résultats expérimentaux aussi bien que la formulation et le critérium de Hecht.

Mise en équation de la discrimination des brillances par la méthode du papillotement à fréquence élevée, inspirée de la formulation de Byram. — Pour une brillance B on a :

$$(\Delta E)_B = ck_1B\ (a - x)^m\ \Delta t$$

et pour une brillance $B + \Delta B$:

$$(\Delta E)_{B+\Delta B} = ck_1\ (B + \Delta B)\ (a - x)^m\ \Delta t.$$

D'une façon analogue au critérium de fréquence critique de fusion inspiré de la formulation de Byram, nous prendrons pour critérium de discrimination des brillances à fréquence élevée :

$$[\,(\Delta E)_{B+\Delta B} - (E)_B\,]\Delta t = ck_1\Delta B\,(a-x)^m\Delta t^2 = c'_1 + c'_2\sqrt{[\,(\Delta E)_B + (\Delta E)_{B+\Delta B}\,]\Delta t^2}. \tag{38}$$

Si on compare l'équation (38) à l'équation (23), on voit que tout se passe comme si à fréquence élevée il fallait remplacer

$$c_1 \quad \text{par} \quad \frac{c'_1}{\Delta t^2} \quad \text{et} \quad c_2 \quad \text{par} \quad \frac{c'_2}{\Delta t}.$$

Pour obtenir l'équation relative au papillotement à fréquence élevée, il suffira donc de remplacer c_1 par $4\,c'_1f^2$ et c_2 par $2\,c'_2f$ dans les équations (24) et (25). On obtient donc finalement :

$$\frac{\frac{\Delta B}{B}}{1 + \frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} = \frac{4\,c'_1f^2}{ck_2}\frac{1}{x^n} + \frac{2\,c'_2f}{\sqrt{\frac{ck_2}{2}}}\frac{1}{x^{n/2}} \tag{39}$$

et

$$\frac{\frac{\Delta B}{B}}{1 + \frac{1}{2}\frac{\Delta B}{B}} = \frac{4\,c'_1f^2}{ck_2a^2}\left[1 + \frac{1}{\sqrt{K(B + \Delta B/2)}}\right]^2 + \frac{2\,c'_2f}{\sqrt{\frac{ck_2}{2}}\,a}\left[1 + \frac{1}{\sqrt{K(B + \Delta B/2)}}\right] \tag{40}$$

Le premier terme nous fait retrouver l'équation (35) déduite de la formulation de Hecht (en faisant $c = k_3$), tandis que le second terme nous apporte la possibilité d'une croissance de $\Delta B/B$ approximativement proportionnelle non pas à f^2, mais à f.

Si on se limite au premier terme, la fréquence n'interviendrait pas tant qu'elle reste inférieure à la « fréquence de transition » :

$$f^2_t = \frac{c_1}{4\,c'_1} ;$$

au delà, $\Delta B/B$ croîtrait comme f^2.

Si au contraire on se limite au second terme, la fréquence n'interviendrait pas tant qu'elle reste inférieure à la « fréquence de transition »

$$f_t = \frac{c_2}{2\,c'_2} ,$$

au delà, $\Delta B/B$ croîtrait comme f.

Hypothèses sur la nature des modifications d'ordre photochimique entraînant une diminution de la sensibilité fovéale après adaptation à l'obscurité. — D'après ce que nous venons de voir, les résultats expérimentaux seraient expliqués si on suppose qu'après adaptation à l'obscurité c'est le premier terme de l'équation (40) qui prévaut, tandis qu'après adaptation à la lumière le second terme intervient, au moins en partie. Moyennant cette hypothèse, $\Delta B/B$ croîtra moins vite que f^2 après adaptation à la lumière, et la fréquence de transition après adaptation à la lumière :

$$(f_t)_{\text{lumière}} \neq \frac{1}{2}\,\frac{c_2}{c'_2}$$

sera plus grande que la fréquence de transition après adaptation à l'obscurité :

$$(f_t)_{\text{obscurité}} \neq \frac{1}{2}\sqrt{\frac{c_1}{c'_1}}$$

(en supposant, ainsi que c'est vraisemblable, $\frac{c_2}{c'_2} = \frac{c_1}{c'}$).

Un tel état de choses pourrait être dû à une variation des « constantes » c_1, c_2, c'_1, c'_2 suivant l'état d'adaptation. Ces « constantes » varieraient d'ailleurs aussi probablement avec la localisation rétinienne et la couleur de la source lumineuse. Mais il y a probablement par surcroît des modifications d'ordre photochimique, sur lesquelles on ne peut pour l'instant qu'émettre des hypothèses. Si on considère l'équation (39), on remarque que le second terme intervient d'autant plus que x est grand. On pourrait donc supposer que x est plus grand après adaptation à la lumière qu'après adaptation à l'obscurité, mais pour une raison différente de celle que Hecht a fournie à propos des résultats de Lythgoe et Tansley. On pourrait, par exemple, invoquer des phénomènes de diffusion des produits de dégénéres-

cence de la substance photosensible. Ceux-ci diffuseraient d'autant plus de la fovéa vers la périphérie (ce qui a pour effet de diminuer x dans la fovéa) que la différence des concentrations en produits de dégénérescence sera plus grande entre ces deux parties de la rétine, c'est-à-dire d'autant plus que la périphérie sera obscure. Si au contraire la périphérie est éclairée, les produits de dégénérescence de la substance photosensible de la fovéa diffuseraient moins, et tout se passerait comme si x diminuait moins, ou, ce qui revient au même, augmentait, dans la fovéa.

Une telle hypothèse expliquerait pourquoi le rôle des cônes de la périphérie est primordial dans l'effet d'influence de celle-ci sur la fovéa (vu à propos des figures 21 et 22) : les produits de dégénérescence diffusant de la fovéa vers la périphérie étant ceux de la substance photosensible des cônes, c'est leur concentration dans la périphérie de la rétine qui intervient, et non celle des produits de dégénérescence de la ubstance photosensible des bâtonnets.

Les délais d'apparition du phénomène (de l'ordre de 10 minutes selon nous, d'après les figures 21 et 22) s'accorderaient avec l'hypothèse de diffusion : après extinction de la lumière, il faut quelques minutes pour que la substance photosensible des cônes se reforme à la périphérie de la rétine, puis quelques minutes encore vraisemblablement pour que les produits de dégénérescence de la fovéa aient diffusé vers la périphérie.

Signalons toutefois que l'hypothèse de diffusion, entraînant une « augmentation » de x après adaptation à la lumière, devrait, d'après l'équation (24), entraîner une augmentation de la sensibilité différentielle après adaptation à la lumière, même à fréquence faible. Nous avons vu, dans l'exposé de nos résultats expérimentaux, que c'est le cas pour une source ponctuelle en lumière rouge et, en lumière blanche, pour une source de diamètre angulaire supérieur à 2′30″. Il n'en est rien toutefois pour une source ponctuelle en lumière blanche. La théorie de diffusion est donc incapable de rendre compte de tous les faits expérimentaux, et d'autres phénomènes interviennent certainement, tels qu'une variation des diverses constantes c et c' en fonction du diamètre de la source et de la couleur de la lumière.

G. — Influence du diamètre apparent de la source lumineuse.

Nous avons vu (fig. 15) que lorsque le diamètre de la source lumineuse augmente, la fraction $\Delta B/B$ diminue (1) pour une même fréquence (c'est d'ailleurs là la raison pour laquelle les valeurs que nous avons trouvées pour $\Delta B/B$ à l'aide d'une source ponctuelle sont notablement plus grandes que les valeurs classiques fournies par les divers auteurs (2)). Ceci pourrait s'expliquer, d'après les équations (25) et (40), par une diminution des « constantes » c_1, c_2, c'_1, c'_2 lorsque les dimensions de la

(1) Voir aussi, à ce sujet, les résultats de Lasareff (début du chapitre II).

(2) Intervient aussi le fait que la majorité de nos résultats expérimentaux a été établie pour une fréquence de papillotement déjà égale à 8.

source augmentent (de même que ces « constantes » augmentent probablement lorsqu'on s'éloigne de la macula).

Nous avons vu aussi qu'au fur et à mesure que δ croissait, les « fréquences de transition »

$$\frac{1}{2}\sqrt{\frac{c_1}{c_1'}} \quad \text{et} \quad \frac{1}{2}\frac{c_2}{c_2'}$$

augmentaient.

Ceci s'expliquerait en admettant que lorsque le diamètre de la source augmente les constantes c_1' et c_2' diminuent plus vite que les constantes c_1 et c_2.

Quoi qu'il en soit, l'étude de la fréquence de papillotement n'est possible qu'en utilisant une source de diamètre angulaire inférieur à 2′, car pour des sources lumineuses plus étendues la fréquence n'intervient que pour des valeurs supérieures à 10, et par conséquent approchant la fréquence critique de fusion.

On sera à juste titre tenté de dire qu'on peut arriver à tout expliquer d'une part en multipliant le nombre des constantes, et d'autre part en les faisant varier par surcroît.

Il serait intéressant de connaître les considérations quantiques qui ont amené Byram à son critérium de discrimination des brillances. Si elles sont bien fondées et si un autre auteur n'introduit pas un jour, pour expliquer ses résultats expérimentaux, trois constantes au lieu de deux, nous pensons que la première critique ne pourra subsister.

Quant à la seconde, elle proviendrait en partie du fait que nous utilisons à tort la dénomination de « constantes », pour des coefficients intimement liés au nombre et à la qualité des récepteurs impressionnés, ainsi qu'à la courbe de visibilité de l'œil. Les exemples ne manquent pas en Physique de telles « constantes », variables avec une foule de facteurs.

Ceci étant dit pour la défense de la théorie de S. Hecht, il est évident qu'il ne faut pas vouloir expliquer tous les phénomènes de la vision par une théorie photochimique plus ou moins modifiée ou compliquée. A titre d'exemple, nous citerons un phénomène que nous avons rencontré au cours de notre étude de l'influence de la fréquence de papillotement, et que nous n'avons d'ailleurs pas mentionné jusqu'ici : pour une fréquence inférieure à 2 (non représentée sur les figures 13 et 14) la fraction $\frac{\Delta B}{B}$ augmente à nouveau, probablement par suite d'une intervention de la mémoire et de la nécessité d'un effort d'attention plus intense. Il nous paraît indubitable que la rétine est le siège d'une réaction photochimique réversible, mais il est non moins indubitable que la vision comporte toute une suite de « relais » dont la réaction photochimique ne constitue qu'un seul. L'importance relative de ces « relais » est variable suivant le phénomène étudié et suivant les circonstances, et ce n'est que dans certains cas particuliers que la cinétique chimique suffira pour expliquer les résultats expérimentaux. Nous pensons que c'est le cas dans l'étude que nous avons exposée.

BIBLIOGRAPHIE

[1] J. M. Byram. — *J. Opt. Soc. Amer.*, 34, déc. 1944, p. 726.
[2] J. Durup et A. Fessard. — Revue critique des seuils différentiels successifs, *Année psychologique*, 39e année, p. 227.
[3] Ch. Fabry. — Introduction générale à la photométrie (éditions de la *Revue d'Optique*).
[4] S. Hecht et C. D. Verrijp. — *Gen. J. Physiol.*, 17, nov. 1933, p. 269.
[5] S. Hecht. — *Gen. J. Physiol.*, 18, mai 1935, p. 767.
[6] S. Hecht. — *J. Physiol.*, 86, janvier 1936, p. 15.
[7] S. Hecht et S. Shlaer. — *Gen. J. Physiol.*, 19, juillet 1936, p. 965.
[8] S. Hecht. — « La base chimique et structurale de la vision » (*Actualités scientifiques et industrielles*, Hermann éditeur, Paris), 1938.
[9] S. W. Kravkov. — Die Unterschiedsempfindlichkeit der Netzhautperipherie beim Dämmerungssehen. *Ar. f. O.*, 127, 1931, p. 86.
[10] Y. Le Grand. — Sur la précision en photométrie visuelle, *Revue d'Optique*, 12, 1933, p. 145.
[11] Y. Le Grand. — Thèse de Doctorat ès sciences, série A, 1690, n° 2556.
[12] Y. Le Grand et E. Geblewicz. — Sur le papillotement en vision latérale. *C. R. Ac. Sc.*, 205, 1937, p. 297.
[13] Y. Le Grand et E. Geblewicz. — Sur la photométrie des sources quasi-ponctuelles, *C. R. Ac. Sc.*, 208, 1939, p. 1845.
[14] R. J. Lythgoe et K. Tansley. — *Proc. Roy. Soc. Lond.*, n° B-734, juin 1929, p. 60.
[15] P. Moon et D. E. Spencer. — *J. Opt. Soc. Amer.*, 35, janv. 1945, p. 43.
[16] J. F. Schouten. — Mémoires présentés aux réunions de la C. I. E. et comme introduction aux visites aux usines et laboratoires Philips à Eindhoven le 14 juin 1939, p. 12.
[17] Société Française d'Ophtalmologie. — « Traité d'Ophtalmologie », t. II (Masson éditeur, Paris), 1939.

DEUXIÈME THÈSE

Proposition donnée par la Faculté :

Aberrations de chromatisme et de sphéricité de l'œil.

Vu et approuvé :
Paris, le 15 février 1946.
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
PAUL MONTEL.

Vu et permis d'imprimer :
Le Recteur de l'Académie de Paris,
G. ROUSSY.

331. — Imp. Jouve et Cie, 15, rue Racine, Paris (N° 31.0939). — 10-46